А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLV

10

ОКТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА   1960   ЛЕНИНГРАД

Л. В. Крюгер

ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ЕСТЕСТВЕННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ЦЕНТРАЛЬНОГО ПРЕДУРАЛЬЯ В СВЯЗИ С ЭКОЛОГИЕЙ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ У ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

(Получено 2 III 1960)

Вопрос о влиянии различных экологических факторов на процесс микоризообразования у травянистых растений и взаимоотношения симбионтов в микоризах почти не изучен. Имеющиеся в литературе сведения, касающиеся этой проблемы, довольно скудны и противоречивы. Особенно слабо исследована микотрофность травянистых растений в зависимости от физико-географических и фитоценотических условий. В этом отношении флора высших растений на территории Советского Союза, как впрочем и большинства других стран, почти не исследована.

Имея в виду большую потенциальную пользу изучения микотрофности растений и полное отсутствие литературных сведений о микоризе растений Центрального Предуралья, мы летом 1953 г. начали свои исследования некоторых растительных фитоценозов на предмет установления зависимости процесса микоризообразования от фитоценотических и некоторых других экологических факторов.

Сбор материала для анатомических исследований большей частью проводился в стационарных условиях в долине р. Камы в районе г. Краснокамска, а также в окрестностях г. Перми. Некоторая часть материала собиралась на известняках в Кунгурском районе. Полевые исследования велись в летние периоды с 1953 по 1957 г., а зимой проводилась камеральная обработка собранного материала.

На каждом местообитании выкапывалось по нескольку экземпляров всех встречающихся видов растений, выкопанные корни слегка промывались водой, а затем фиксировались. В качестве фиксаторов использовались 4-процентный раствор формалина, хромово-уксусная смесь, ацетоформол и этиловый спирт.

Продольные и поперечные срезы корней для их анатомического изучения делались бритвой от руки. Окрашивание анатомических срезов производилось анилиновой синью в молочной кислоте по способу Л. И. Курсанова (1940), видоизмененному Н. В. Лобановым (1951), и сафранинлихтгрюном по Иоллосу (Горбунова, 1952). Приготовленные и окрашенные препараты подвергались детальному изучению под микроскопом, измерениям, а затем описанию, зарисовке с помощью рисовальной камеры или фотографированию посредством микрофотонасадки системы МФН-1 или МФН-2.

При описании срезов обращалось внимание на особенности анатомического строения корня, а также давалась по возможности полная характеристика гриба в корне: определялось количество гриба в корне, форма и характер расположения гиф, их размеры и т. д.

Количество гриба в корне (степень микотрофности) обозначалось по трехбалльной системе. Балл 3 ставился при описании таких растений, у которых на поперечном разрезе один или несколько рядов клеток мезодермы полностью заняты грибом и образуют сплошное кольцо вокруг центрального цилиндра. Если на поперечном срезе корня в мезодерме нет сплошного кольца из клеток, заполненных грибом, а такие клетки занимают лишь какой-либо сектор коры, то степень микотрофности обозначалась баллом 2. И, наконец, если на поперечном срезе корня встречались лишь единичные клетки, заполненные грибом, то степень микотрофности такого растения отмечалась баллом 1.

Для изучения влияния некоторых экологических факторов, в частности почвенно-грунтовых и фитоценотических условий на образование и степень развития микориз у травянистых растений, нами подробно охарактеризованы 7 стационарных участков, расположенных в Краснокамском районе Пермской области.

Участок 1 расположен в плакорных условиях на лесной опушке, в центре обширной и ровной территории, окруженной сетью оврагов и ложбин. Пробный участок находится примерно в 1 км к северу от с. Мысы. Почва слабодерновая, сильно подзолистая, супесчаная.

Разнотравно-полевицевый фитоценоз, проективное покрытие 80%; значительное замоховение (примерно 20% площади занято мхами — *Thuidium abietinum* Br., *Aulacomium palustre* Schw., *Climacium dendroides* Web. et Mohr. и др.). Средняя высота травостоя 20—30 см.

В I ярусе рассеянно встречается *Deschampsia caespitosa* P. B., единичны *Poa pratensis* L., *Achillea millefolium* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Ranunculus acer* L., *Picris hieracioides* L. Высота яруса 30—40 см.

Во II ярусе, высотою 20—30 см, *Agrostis alba* L. — cop.$_1$, *Leontodon autumnalis* L. и *Veronica chamaedrys* L. — sp. Весьма характерны также *Anthoxanthum odoratum* L., *Trifolium strepens* Crantz., *Gnaphalium silvaticum* L. и некоторые другие.

В III яурсе, высотою 10—15 см, *Alchemilla vulgaris* L., *Euphrasia brevipila* B. et Cr. и *Antennaria dioica* Gaertn. — sp. Остальные встречающиеся на участке виды имеют оценку обилия sol.

Участок 2 расположен на южном склоне коренного берега р. Камы, на расстоянии 0.5 км от с. Мысы по дороге к дер. Хухрята. Крутизна склона 15—20°. Почва дерново-перегнойно-карбонатная, глинистая.

Разнотравно-клеверно-мятликовый фитоценоз на этом участке характеризуется проективным покрытием, равным 95—100%. Высота травостоя в среднем 40—50 см. В I ярусе с отметкой cop.$_1$ встречаются *Trifolium montanum* L. и *Pimpinella saxifraga* L. Весьма характерны для этого яруса *Trifolium medium* L., *T. pratense* L., *Carum carvi* L., *Phleum pratense* L., *Festuca pratensis* Huds., *Dactylis glomerata* L., *Agropyrum repens* P. B., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Centaurea scabiosa* L. и др.

Во II ярусе доминирует *Poa pratensis* L. — cop.$_1$, единично встречаются *Festuca rubra* L., *Lathyrus pratensis* L., *Vicia cracca* L., *Fragaria collina* Ehrh., *F. vesca* L., *Potentilla argentea* L., *Dianthus superbus* L. и некоторые другие.

Участок 3 находится на надпойменной террасе р. Ласьвы (правый приток р. Камы), недалеко от дер. Осляны Краснокамского района. Почва дерново-луговая, глинистая.

На участке произрастают отдельные экземпляры пихты, ели, осины, березы, рябины, разбросанные друг от друга на расстояние от 10—20 до 40—50 м. Высота деревьев колеблется в пределах 1.5—4 м. Основная площадь участка занята мятликово-разнотравным фитоценозом, характеризующимся следующими признаками: высота травостоя 40—50 см, проективное покрытие травостоя 100%, замоховелость 10%.

В I ярусе преобладает *Ranunculus acer* L. — cop.$_2$. Сравнительно много *Vicia sepium* L. — cop.$_1$, единичны *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* Huds., *Chamaenerium angustifolium* Scop., *Calamagrostis arundinacea* Roth и др.

Во II ярусе доминирует *Poa pratensis* L. — cop.$_1$. Рассеянно встречаются *Agrostis vulgaris* With., *Leontodon autumnalis* L., *Vicia cracca* L., *Alchemilla vulgaris* L., *Leucanthemum vulgare* Lam. Весьма характерны для этого яруса *Anthoxanthum odoratum* L., *Deschampsia caespitosa* P. B., *Poa trivialis* L., *Trifolium pratense* L., *T. medium* L. и некоторые другие.

В III ярусе в большем количестве встречаются *Euphrasia brevipila* B. et Cr. и *Fragaria vesca* L. Весьма характерны *Trifolium repens* L., *Potentilla argentea* L., *Viola canina* L. и некоторые другие.

Участок 4 расположен в современной пойме р. Ласьвы, примерно в 0.5 км к востоку от дер. Осляны. Почти ежегодно в половодье участок на непродолжительное

время заливается водой, что создает условия для формирования типичных аллювиально-слоистых почв.

На участке встречаются отдельные довольно крупные деревья *Alnus incana* Willd. и *Populus nigra* L. высотою 8—12 м, а также деревья и кустарники меньшей величины: *Ulmus laevis* Pall., *Prunus padus* L., *Salix rossica* Nas., *Rubus idaeus* L., *Ribes nigrum* L., *Humulus lupulus* L. и др.

Деревья и кустарники занимают примерно 20% площади участка, остальная площадь занята ассоциацией с преобладанием костра безостого. Высота травостоя 80—90 см, проективное покрытие 80%.

Наиболее обильны: в I ярусе — *Bromus inermis* Leyss. — $cop._2$, *Alopecurus pratensis* L. — sp., *Agropyrum repens* P. B. — sp.; во II ярусе — *Poa trivialis* L. — sp., *Ranunculus polyanthemus* L. — sp.; в III ярусе — *Glechoma hederacea* L. — sp., *Tussilago farfara* L. и некоторые другие.

Мертвая подстилка на участке почти отсутствует. Побеги многолетних растений ежегодно пробивают слой аллювия, не создавая еще полного задернения.

Таким образом, этот участок, согласно теории В. Р. Вильямса (1922, 1939), находится на первой стадии формирования луговой растительности.

Участок 5 — разнотравно-вейниковая поляна в сосновом бору-брусничнике. Участок расположен на боровой террасе р. Камы, около дер. Осляны. Рельеф более или менее ровный. Почва глубокоподзолистая, супесчаная.

Среди соснового бора для более детального изучения нами была выбрана открытая поляна площадью примерно 400—500 м², поросшая *Calamagrostis epigejos* Roth.

Проективное покрытие травостоя на вейниковой поляне 40—50%. Высота ярусов: I — 60—80 см, II — 30—50 см, III — 10—20 см.

В I ярусе преобладают *Calamagrostis epigejos* Roth — $cop._1$, *Calamagrostis arundinacea* Roth — sp.; единичны: *Hieracium umbellatum* L., *Chamaenerium angustifolium* Scop., *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* Huds., *Phleum phleoides* Simk. и некоторые другие.

Во II ярусе наиболее обильно представлены *Rumex acetosella* L. (gr.—$cop._3$) sp., *Agrostis alba* L. — sp. и *Erigeron acer* L.

Весьма характерны также, но встречаются в меньшем количестве *Rubus saxatilis* L., *Festuca rubra* L., *Poa pratensis* L., *Filago arvensis* L., *Gnaphalium silvaticum* L., *Ramischia secunda* Garcke., *Chimaphila umbellata* Nutt. и др.

В III ярусе наиболее типичны: *Antennaria dioica* Gäertn., *Fragaria vesca* L., *Sedum acre* L., *Hieracium pilosella* L., *Viola rupestris* Schmidt и некоторые другие растения.

Участок 6 расположен в долине р. Ласьвы в понижении надпойменной террасы, на берегу небольшого ручейка, впадающего в старицу реки. К середине лета ручеек, как правило, пересыхает. Микрорельеф участка очень неровный, кочковатый.

Почва перегнойно-иловато-глеевая. Травостой щучково-осокового луга на этом участке имеет высоту 60—70 см и проективное покрытие 90—100%.

В I ярусе доминируют *Deschampsia caespitosa* P. B. — $cop._1$, *Carex caespitosa* L. — $cop._1$ и *C. gracilis* Curt. — $cop._1$.

Весьма характерны для этого яруса также *Carex vesicaria* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Filipendula ulmaria* Max., *Scirpus silvaticus* L., *Calamagrostis lanceolata* Roth и некоторые другие.

Во II ярусе фитоценоза наиболее обычны *Ranunculus repens* L. — $cop._1$, *Carex canescens* L. — sp., *Alopecurus aequalis* Sobol. — sp., *Agrostis stolonizans* Bess. — sp., *Caltha palustris* L. — sol., *Juncus bufonius* L. — sol., *Menyanthes trifoliata* L. — sol. и ряд других.

Характер растительного покрова описываемого фитоценоза соответствует последней стадии формирования луговой растительности по В. Р. Вильямсу—стадии господства плотнокустовых злаков и осок.

Участок 7 расположен в понижении боровой террасы р. Камы, на расстоянии 1 км к югу от дер. Осляны. Микрорельеф очень неровный: много различных небольших западин, кочек, замоховелых пней и т. п. Почва торфяно-глеевая.

Растительный покров — сфагново-багульниковый сосновый лес. Высота древесного яруса 20—25 м. Сомкнутость крон деревьев 0.5. В древесном ярусе, кроме сосны, встречается береза, ель и пихта, формула леса 8С1Б1ЕП.

Кустарниковый ярус имеет высоту 50—70 см. В этом ярусе преобладают *Ledum palustre* L. — $cop._1$ и *Chamaedaphne calyculata* Moench — sp.—$cop._1$.

В кустарничково-травяном ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus* L. — sp. — $cop._1$. Весьма характерны также, но встречаются в меньшем количестве *Rubus chamaemorus* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Deschampsia caespitosa* P. B., *Dryopteris spinulosa* O. Kuntze.

В моховом ярусе доминирующее положение занимают сфагновые мхи, дающие обилие soc. Единичными куртинками встречается *Polytrichum commune*.

Для выяснения зависимости микоризообразования у травянистых растений от почвенно-грунтовых и фитоценотических условий нами были проведены некоторые физико-химические анализы почв описываемых

участков. Определялись: влажность почвы, содержание гумуса по И. В. Тюрину (Домрачева, 1955), сумма поглощенных оснований и степень насыщенности основаниями по Каппену, pH солевой вытяжки по Алямовскому (Петербургский, 1952), скважность или порозность по А. Н. Александровой и О. А. Найденовой (1957), а также проводились кратковременные микроклиматические наблюдения.

Результаты этих анализов в сопоставлении с процентным соотношением между микоризными и безмикоризными видами в соответствующих фитоценозах приведены в таблице.

Как видно из данной таблицы, количество микоризных видов в различных фитоценозах весьма неодинаково: в одних фитоценозах эндотрофная фикомицетная микориза встречается лишь у небольшого числа видов, тогда как в других — микоризные виды явно преобладают. Чем же объясняется этот факт?

Образование и степень развития микориз, как показывают литературные данные, зависят, с одной стороны, от экологии и биологии двух симбионтов (гриба и высшего растения), с другой — от комплекса окружающей среды. Однако в вопросе о значении почвы для образования микориз в литературе нет единого взгляда. Одни ученые (Frank, 1888, 1889; Stahl, 1900, и др.) считали, что микоризы по преимуществу развиваются в перегнойной высокогумусной почве и не могут, якобы, встречаться на песчаных и других бедных перегноем почвах. Другие исследователи (Möller, 1902; Vuillemin, 1890; Pessin, 1928 [цит. по Келли, 1952]; Nemec, 1954; Bergeman, 1955; Борисова, 1956; Крылова, 1956; Сычева, 1956; Werlich u. Lyr, 1957) считают, что микотрофность растений не связана только с перегнойными почвами и что микориза может образоваться на разных типах почв, везде, где корневая система вступает в соприкосновение с соответствующими грибами.

Harley (1937), Б. А. Рубин и Н. В. Обручева (1955), изучавшие микоризообразование у ряда древесных пород, также пришли к выводу, что форма и степень развития микориз у исследованных ими растений зависят от содержания и типа гумуса в почве.

Большое значение в развитии грибов в почве, в том числе и микоризообразователей, несомненно играет реакция почвенного раствора (концентрация водородных ионов). Как указывает Л. И. Курсанов (1940), наиболее благоприятной реакцией для большинства грибов является слабокислая среда. По экспериментальным данным (Melin, 1925), в искусственной культуре грибы-микоризообразователи очень чувствительны к реакции среды. Они предпочитают кислую среду и не способны к росту при pH выше 7. Однако и в вопросе о влиянии кислотности почвы на формирование микоризы единого мнения нет. Наряду с отдельными исследователями, указывающими на оптимальный интервал pH=4.0—5.0, имеются другие, которые указывают на возможность микоризообразования при слабокислой, нейтральной и даже слабощелочной среде (Лобанов, 1953).

Судя по литературным данным (Asai, 1934; Шварцман, 1955; Зерова, 1955; Самцевич, 1955; Хрущева, 1955, 1956, и др.), в процессе микоризообразования очень большое значение имеет влажность почвы. Как правило, микориза не образуется в крайних условиях, при чрезмерном увлажнении или при недостатке влаги. Однако у ряда растений микоризы встречаются и в очень сухих местообитаниях. Так, например, Асаи (Asai, 1934) нашел микоризу у кактуса, а С. Р. Шварцман (1955) обнаружила микоризу более чем у 20 видов цветковых растений, произрастающих в условиях песчаных пустынь Средней Азии.

Влажность почвы оказывает не только большое влияние на процесс микоризообразования, но и существенно влияет на взаимоотношения гриба и высшего растения в симбиозе. Это положение подтверждается

Некоторые результаты физико-химического анализа почв в сравнении с количеством микоризных и немикоризных растений в различных фитоценозах

№ участка	Фитоценозы	Характеристика почв: название	гумус (в %)	pH солевой вытяжки	степень насыщенности основаниями	влажность почвы за период наблюдений (в %): максимальная	влажность почвы за период наблюдений (в %): минимальная	влажность почвы за период наблюдений (в %): средняя	скважность (в %): общая	скважность (в %): капиллярная	отношение объема пор, занимаемых водой, к общей скважности (в %)	отношение объема пор, занятых воздухом, к общей скважности (в %)	Отношение количества микоризных и немикоризных растений (в %) к общему числу видов фитоценоза: общее количество микоризных видов	количество видов с фикомицетной микоризой: всего	в том числе с баллом 3	в том числе с баллом 2	в том числе с баллом 1	количество немикоризных видов
1	Разнотравно-полевицевый.	Слабодерновая сильноподзолистая	0.49	4.6	23.84	13.7	9.1	9.3	41.6	17.6	41.1	58.9	83.9	83.9	51.6	25.9	6.4	16.1
2	Горноклеверно-мятликовый.	Дерново-перегнойно-карбонатная глинистая	8.4	7.2	97.67	23.1	15.3	19.6	49.3	21.8	44.8	55.2	89.2	89.2	57.0	28.5	3.7	10.8
3	Мятликово-разнотравный.	Дерново-луговая глинистая	10.94	5.8	77.08	22.9	18.9	20.4	51.6	23.2	44.9	55.1	86.5	86.5	63.4	21.1	2.0	13.5
4	Костровый.	Аллювиально-слоистая супесчаная	1.39	7.0	98.64	12.3	8.3	10.6	45.6	13.6	29.9	70.1	80.3	80.3	53.7	17.9	8.7	19.7
5	Разнотравно-вейниковый.	Глубокоподзолистая супесчаная	1.61	4.7	35.5	9.5	3.6	6.8	39.2	13.1	33.6	66.4	56.8	52.9	17.6	15.9	19.4	43.2
6	Щучково-осоковый.	Перегнойно-иловато-глеевая	Торфянистые частицы	4.7	62.4	34.5	26.8	30.8	55.8	35.3	63.6	36.4	39.6	39.6	22.6	11.3	5.7	60.4
7	Сфагново-багульниково-сосновый.	Торфяно-глеевая	Торфянистые частицы	4.5	10.19	75.3	62.5	73.2	70.7	39.0	55.5	44.5	41.0	20.5	10.2	7.7	2.6	59.0

очень интересной работой Н. А. Дороховой (1953), посвященной вопросу о микотрофном питании пшениц.

По ряду опубликованных данных (Rowtien a. Dowson, 1943; Mac Comb, 1943, Лобанов, 1953; Brierley, 1955; Werlich u. Lyr, 1957, и др.), большое влияние на процесс поглощения кислорода и дыхание микоризных древесных пород оказывает воздушный режим почв. Что же касается значения воздушного режима почв для процесса микоризообразования у травянистых растений, то, насколько нам известно, подобных исследований не проводилось.

Наши исследования зависимости микоризообразовательного процесса у травянистых растений от почвенно-грунтовых условий и фитоценотической среды показали, что одним из наиболее важных факторов, способствующих развитию фикомицетных микориз, является такое соотношение между водным и воздушным режимом почвы, которое благоприятно для нормального снабжения симбионтов как водой, так и воздухом.

Сдвиг в сторону большей влажности или большей сухости почвы, а также резкие колебания температуры почвы и сильное затенение сказываются неблагоприятно на развитии фикомицетных микориз.

Количество гумуса и реакция почвенного раствора не имеют первостепенного значения для образования и развития фикомицетных микориз. Последние могут встречаться на почвах как высокогумусных, так и малогумусных, как кислых, так и нейтральных и даже слабощелочных.

Изучение комплекса экологических факторов, влияющих на процесс микоризообразования в различных ассоциациях, показывает, что условия для образования и развития фикомицетных микориз на исследованных местообитаниях весьма неоднородны.

Так, например, сравнение степени насыщенности микотрофными видами ряда растительных ассоциаций показывает, что некоторые фитоценозы существенно различаются между собою по количеству травянистых растений, обладающих эндотрофной микоризой фикомицетного подтипа. В разнотравно-полевицевой ассоциации на слабодерновой сильноподзолистой супесчаной почве, в горноклеверно-мятликовой ассоциации на дерново-перегнойно-карбонатной глинистой почве и в мятликово-разнотравной ассоциации на дерново-луговой глинистой почве, а также на аллювии, занятом костровой ассоциацией, свыше 80% видов обладают эндотрофной микоризой фикомицетного подтипа.

На указанных местообитаниях количество гумуса в почве колеблется от долей процента до 10% и несколько выше, pH солевой вытяжки — от 4.6 до 7.2%, степень насыщенности основаниями — от 23.84 до 98.64%, влажность почвы примерно от 9 до 20%.

Первостепенным фактором, который, на наш взгляд, определяет высокую степень распространения и развития микориз у дикорастущих травянистых растений в данных ассоциациях, является благоприятное для микоризных симбионтов соотношение между водным и воздушным режимом почвы (объем пор, занятых воздухом, колеблется от 55 до 70%, а объем пор, занятых водой — от 30 до 45% от общей скважности). Благоприятные условия водного и воздушного режима сочетаются с относительно умеренным микроклиматом, в частности с умеренными, по сравнению с другими участками, колебаниями температуры поверхностных слоев почвы.

Для разнотравно-полевицевой, горноклеверно-мятликовой, мятликово-разнотравной и костровой луговых ассоциаций характерен не только наибольший общий процент микотрофных растений, но и преобладание растений с максимальной степенью развития микоризы. В этих ассоциациях растения с хорошо развитой микоризой составляют примерно 50—

60% от общего числа видов, встречающихся в соответствующей ассоциации.

В разнотравно-вейниковой ассоциации, расположенной в сосновом бору-брусничнике на боровых песках, микоризные виды составляют примерно половину всех растений, произрастающих на данном местообитании.

Наиболее важным фактором, ограничивающим более широкое распространение микоризных видов на этом местообитании, по нашему мнению, является низкая влажность почвы (падающая иногда до 3.8%). Недостаточная влажность почвы сочетается с резкими температурными колебаниями в поверхностных слоях почвы, с низким содержанием гумуса (1.5%), кислой реакцией почвенного раствора (pH=4.7) и относительно низкой степенью насыщенности основаниями (35.5%). В разнотравно-вейниковой ассоциации значительно меньше также высокомикотрофных видов (около 20%) в сравнении с рассмотренными выше растительными сообществами.

На заболоченном щучково-осоковом лугу (перегнойно-иловато-глеевая почва) количество микотрофных видов падает примерно до 40% от общего числа видов данной ассоциации. Первостепенными факторами, определяющими значительно меньшую степень насыщенности микоризными видами в этом фитоценозе в сравнении с луговыми ассоциациями, указанными выше, являются относительно высокая влажность почвы и длительное переувлажнение ее весной и осенью. Кроме высокой влажности почвы, большое значение имеет неблагоприятный воздушный режим почвы по сравнению с остальными местообитаниями (объем пор, занимаемых воздухом, даже в сухое время года составляет лишь немногим более одной трети общей скважности почвы, тогда как весной и осенью, а также летом, в период длительных дождей, условия снабжения корней кислородом еще более ухудшаются).

Высокомикотрофных видов в щучково-осоковой ассоциации сравнительно мало (около 20%).

В багульниково-сфагновом сосновом лесу на торфяно-глеевой почве растения, обладающие фикомицетной микоризой, составляют лишь 20.5% всех видов, произрастающих в данной ассоциации.

Очень важным фактором, ограничивающим распространение фикомицетной микоризы у растений, встречающихся в этой ассоциации, является высокая влажность почвы (70—75%), сочетающаяся с относительно низкой температурой поверхностных слоев почвы и значительным затенением.

Особняком стоит этот участок и по количеству высокомикотрофных видов. Травянистые растения, обладающие большим количеством гриба в тканях корня, образующего эндотрофную фикомицетную микоризу, составляют лишь 10.2% от общего количества видов данной ассоциации. Однако наряду с растениями, обладающими фикомицетными микоризами, в этой ассоциации встречается ряд представителей вересковых, брусничных, грушанковых и орхидных, обладающих другим типом микориз. В общей сложности представители перечисленных выше семейств составляют 20.5% от общего числа видов описываемой ассоциации.

Анализ микотрофности эдификаторов и субэдификаторов растительного покрова показывает, что во всех изученных луговых ассоциациях, за исключением щучково-осокового луга, эдификаторами и субэдификаторами являются растения микоризные; на щучково-осоковом лугу эдификаторами являются безмикоризные растения — осока стройная и осока дернистая, а субэдификатором — микотрофный вид щучка дернистая.

Таким образом, анализ комплекса экологических факторов, влияющих на процесс микоризообразования в различных ассоциациях, показывает,

что в мятликово-разнотравной, горноклеверно-мятликовой, разнотравно-полевицевой и костровой луговых ассоциациях, встречающихся в условиях умеренного увлажнения и относительно благоприятного воздушного режима корнеобитаемого слоя почвы, содержится очень большое количество микотрофных видов (свыше 80%).

Для указанных фитоценозов характерен не только наибольший общий процент микотрофных видов, но и преобладание растений с максимальной степенью развития микориз по сравнению с другими ассоциациями.

С усилением процесса заболачивания и с ухудшением воздушного режима почвы (щучково-осоковая ассоциация) количество микотрофных видов резко снижается.

Значительные колебания температуры и, в особенности, влажности поверхностных слоев почвы (вейниковая поляна в сосновом бору-брусничнике) также приводят к снижению количества микотрофных видов.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова А. Н. и О. А. Найденова. (1957). Лабораторно-практические занятия по почвоведению. — Борисова И. А. (1956). Микотрофность древесных и кустарниковых пород урдинских песков. Бот. журн., 6. — Вильямс В. Р. (1922). Естественно-научные основы луговодства и луговедения. — Вильямс В. Р. (1939). Почвоведение с основами земледелия. — Горбунова Н. П. (1952). К методике микроскопического исследования микоризы древесных пород. Микробиолог., 21, 5. — Домрачева Е. А. (1955). Физико-механический и химический анализ почвы. — Дорохова Н. А. (1953). К вопросу о микотрофном питании пшениц. Агробиолог., 5. — Зерова М. Я. (1955). Микоризообразование у древесных пород в условиях Украинской ССР. Тр. Конфер. по микотрофии раст., М. — Келли А. (1952). Микотрофия у растений. — Крылова М. И. (1956). Микотрофность напочвенного покрова сосняков. Тр. Брянского лесохоз. инст., 7 : 151—154. — Курсанов Л. И. (1940). Микология. — Лобанов Н. В. (1951). Микотрофность главнейших древесных и кустарниковых пород в условиях европейской части СССР. Агробиолог., 4. — Лобанов Н. В. (1953). Микотрофность древесных растений. — Петербургский А. В (1952). Практикум по агрохимии. — Рубин Б. А. и Н. В Обручева. (1955). Физиология микотрофного питания древесных растений. Усп. современ. биолог., XI, 2. — Самцевич С. А. (1955). О значении экто-эндотрофных микориз в питании древесных растений. Тр. Конфер. по микотрофии раст., М. — Сычева З. Ф. (1956). Влияние условий среды на характер микоризы у некоторых травянистых растений. Тр. Карело-Финск. Фил. АН СССР, 3 : 81—109. — Хрущева Е. П. (1955). Микоризы сельскохозяйственных растений. Тр. конфер. по микотрофии раст., М. — Хрущева Е. П. (1956). Микориза пшеницы и ее значение для роста и развития растения. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. биолог. наук, Инст. микробиолог. АН СССР. — Шварцман С. Р. (1955). Микоризы травянистых и древесных растений, произрастающих и культивируемых в песках «Большие Барсуки». Тр. Конфер. по микотрофии раст., М. : 222—226. — Asai T. (1934). Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in Landpflanzen. Japan. Journ. Bot., V, VII, 1—2 : 107—150. — Bergeman J. (1955). Die Mykorrhiza-Ausbildung einiger Koniferen-Arten in verschiedenen Böden. Z. Weltforstwirtsch., 18, 5—6 : 184—202. — Brierley J. K. (1955). Seasonal fructuations in the oxygen and carbon dioxide concentrations in beech litter with reference to the salt uptake of beech mycorrhizas. Journ. Ecol., 43, 2 : 404—408. — Frank A. B. (1888). Ueber die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza. Ber. Deut. bot. Ges., 6 : 248—269. — Frank A. B. (1889). Was nützen den Waldbäumen die Wurzelpilze? Forst. Blätter., Ser. 3, 13 : 1—7. — Harley J. L. (1937). Ecological observations on the mycorrhiza of beech (Preliminary note). Journ. Ecol., 25 : 421—423.—MacComb A. L. (1943). Mycorrhizae and Phosphorus Nutrition of Pine seedlings in a Prairie soil Nursery. Agr. exp. St. Jowa., St. Coll. of agric. and mechanic arts For. sect. Res. bull., 314. — Melin E. (1925). Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza in einiger ökologisch-physiologischen Studie. Jena, G. Fischer. — Möller A. (1902). Ueber die Wurzelbildung der ein- und zweijährigen Kiefer in märkischen Sandboden. Zeitschr. f. Forst. und Jagdwesen, 34 : 197—215. — Němec B. (1954). Nove vyzkumy o mykorrhize. Mykol. sbor., 31, 9—10 : 129—130. — Pessin L. J. (1928). Mycorrhiza of southern pines. Ecology, 9 : 28—33. — Rowtion J. B. a. R. F. Dowson. (1943). Some interrelationships of growth, salt absorption, respiration and mycorrhizal development in *Pinus echinata* Mill. Journ. of Bot., 20, 6 : 440—

445. — Stahl E. (1900). Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. wiss. Bot., 34 : 539—668. — Vuillemin B. (1890). Les mycorrhizes et les theories nouvelles de la vie complexe en biologie. Rev. gen. Sci. pure et appl., 1 : 326—335. — Werlich I., H. Lyr. (1957). Über die Mykorrhizaausbildung von Kiefer (*Pinus silvestris* L). und Buche (*Fagus silvatica* L.) auf verschiedenen Standorten. Arch. Forstwesen., 6, 1 : 1—23.

Пермь.

CHARACTERIZATION OF SOME NATURAL PHYTOCOENOSES OF THE CENTRAL CIS-URAL REGION AS RELATED TO THE ECOLOGY OF THE MYCORRHIZA-FORMATION IN HERBACEOUS PLANTS

By L. V. Krüger

SUMMARY

In the course of investigations carried out in the valley of the Kama river in the vicinity of Krasnokamsk during 1953—1957 the mycorrhiza-forming plants were observed to be the dominant or the subdominant species in the phytocoenoses of all the meadow associations studied with the only exception of one phytocoenose in which the dominant species *Carex caespitosa* L. and *C. gracilis* L. are not mycotrophic, while the subdominant species *Deschampsia caespitosa* P. B. is a mycotrophic plant. The number of mycotrophic species is considerably smaller in the phytocoenoses developing on soils subject to paludification, with a deteriorated regime of aeration.

П. И. Дорофеев

О ТРЕТИЧНОЙ ФЛОРЕ БЕЛОРУССИИ

С 4 таблицами рисунков

(Получено 24 IV 1960)

Третичные отложения в Белоруссии известны уже давно, они представлены морскими и континентальными фациями, и нахождение в них растительных остатков в виде отпечатков листьев и особенно в виде семян и плодов было очень вероятно. Однако остатки растений здесь ранее систематически не изучались и даже не собирались, хотя несомненно, что в этих разрезах можно найти отдельные горизонты или тонкие прослои с обильными остатками растений. Систематические сборы и изучение их дадут хороший материал для истории флоры Русской равнины, особенно важный для увязки палеоботанических данных по территории СССР с западноевропейскими. Этот же материал послужит основой для стратиграфии третичных отложений Белоруссии.

В предлагаемой статье сообщаются результаты изучения остатков растений, полученных из образцов пород, переданных автору Е. П. Брунс и А. Г. Бер. Эти небольшие по объему образцы были взяты из кернов скважин, пробуренных в бассейне р. Припяти, на юге Белоруссии, Буроугольным отрядом Полесской партии Белглавгеологии в 1954—1957 гг. Обрабатывались они в лабораторных условиях методом отмучивания на ситах с диаметром отверстий 0.2 мм.

Третичные отложения в области Припятского прогиба залегают на значительной глубине, перекрывая отложения верхнего мела. Сверху третичные отложения перекрываются четвертичными. В основании третичной толщи, от глубины 68 (редко и от 35) до 140 м и ниже, залегают отложения морского палеогена, представленные песками с глауконитом и относимые геологами к бучакскому (средний эоцен) или харьковскому (нижний олигоцен) ярусам. На размытой поверхности морского палеогена, главным образом в депрессиях, на глубине от 100 до 84 м (редко до 35) от поверхности залегают пески с линзами бурых углей и углистыми прослоями. Эта нижняя часть континентальной третичной толщи предварительно относилась геологами к нижнему миоцену, так как в соседних районах сходные отложения перекрывались отложениями тортонского яруса (верхи среднего миоцена). Однако дальнейшие наблюдения и изучение погребенных в этих депрессиях растительных остатков показали, что эти буроугольные отложения имеют олигоценовый возраст. Верхняя часть третичной толщи, залегающая на глубине от 84 до 28 м от поверхности, представлена серыми, иногда зеленоватыми глинами, алевритами и песками и хорошо отличается от нижних горизонтов континентальных третичных отложений. Геологи относят ее к миоцену.

Несмотря на фрагментарность остатков в просмотренных образцах, они воспроизводят богатую флору с *Taxodium*, *Sequoia*, *Pinus*, *Cedrus*, *Actinidia*, *Gaultheria*, *Ampelopsis*. Травянистые растения также пред-

ставлены в основном вымершими видами, аналоги которых сохранились в далеких убежищах Восточной Азии, Северной Америки и Африки. Часть видов рассматриваемых флор была широко распространена в третичное время в Европе и Сибири. Некоторые виды были характерны лишь для южных областей Европы и Казахстана (*Cedrus*, *Gaultheria*). Даже в небольших списках рассматриваемых флор представлено сравнительно много новых видов, что свидетельствует о своеобразии третичной флоры Белоруссии и, конечно, о ее большем богатстве по сравнению с современной.

По возрасту приводимые нами ископаемые флоры различны. Мы их разбиваем на четыре группы, конечно еще очень условно, на основании сравнения с ранее изученными флорами из других областей Европы.

Группа I. Ископаемые флоры этой группы получены из образцов буроугольных песков, залегающих в депрессии (Брестско-Кобринская впадина) и сходных между собою по внешнему виду. Сходны эти образцы по растительному материалу и в какой-то степени по составу полученных из них ископаемых флор. Среди описываемых это наиболее древние флоры. Наличие в их составе *Taxodium*, *Sequoia*, *Cedrus*, архаичных и несомненно внеевропейских видов *Pinus*, *Gaultheria*, *Ampelopsis*, *Actinidia*, а также очень архаичных по морфологии травянистых растений — *Aldrovanda nana*. *Brasenia victoria*, *Melastomites*, ставит эти флоры в один ряд с буроугольными и олигоценовыми флорами Западной Сибири (Дорофеев, 1957, 1958, 1959а, 1959б), с буроугольными флорами Башкирии (Колесникова, 1956), Польши (Lancucka-Środoniowa, 1957; Raniecka-Bobrowska, 1959) и Германии (Kräusel, 1919, 1920). Многими исследователями, главным образом зарубежными, эти несомненно одновозрастные буроугольные отложения все еще относятся к миоцену, однако более вероятен для них олигоценовый возраст.

1) Скв. 2-Г, гл. 48.0—80.0, у д. Б. Лепсы Брестской области. Порода: буроугольный песок. *Pinus* sp. — пучки по 5 хвой, обломки хвой, *Cedrus* sp. — хвои, *Sparganium* sp. — косточки, *Potamogeton* cf. *tenuicarpus* Reid — косточка, *Epipremnum* sp. — семена, *Aracispermum ovale* Dorofeev, sp. nov. — семена, *Brasenia victoria* (Casp.) Weberb. — семена, *Nymphaea* sp. — обломки семян, *Ampelopsis europaea* Dorofeev — семя, *Melastomites tertiarius* Dorofeev, sp. nov. — семена, *Actinidia* sp. — обломки семян, *Gaultheria europaea* Dorofeev, sp. nov. — коробочка, семена.

2) Скв. 89, гл. 51.8, близ г. Кобрина Брестской обл. Порода: буроугольный песок. *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer — семена, *Sequoia* sp. — семя, *Pinus* sp. — обломки хвой.

3) Скв. 336, гл. 62.5, близ г. Кобрина Брестской обл. Порода: буроугольный песок. *Taxodium* sp. — обломки веточек, *Sequoia* sp. — семя, *Pinus* sp. — обломки хвой и семян, *Cladium* sp. — орешек, *Scirpus* sp. — орешек, *Brasenia* sp. — обломки семян.

4) Скв. 295, гл. 55.7—56.5, близ г. Кобрина Брестской обл. Порода: буроугольный песок. *Pinus* sp. — обломки хвой, *Scirpus* cf. *carinatus* Gray — орешек, *Epipremnum reniculum* (Ludwig) Kirchheimer [1] — семена, *Boehmeria* cf. *cylindrica* Willd. — орешек, *Brasenia victoria* (Casp.) Weberb. — семена, *Aldrovanda nana* Dorofeev, sp. nov. — семена, *Gaultheria europaea* Dorofeev, sp. nov. — створка коробочки, семена.

---

[1] Систематика современных ароидных, по крайней мере подсемейства *Monsteroideae*, нуждается в серьезной ревизии. В связи с этим в номенклатуре ископаемых ароидных предстоит сделать много новых комбинаций. Еще Гукер в своей флоре Британской Индии (1894, т. 4, стр. 948) отмечал большое сходство родов *Epipremnum* и *Raphidophora* и рекомендовал поместить весь род *Epipremnum* в род *Raphidophora*. Современные систематики (Bakhuizen, 1958) объединяют в род *Raphidophora* не только *Epipremnum*, но и *Monstera*.

Группа II. Образцы этой группы отличаются от предыдущих по литологии. Все они представлены зеленовато-серыми, серовато-коричневыми и коричневато-черными, довольно плотными глинами. Полученные из них флоры сходны с миоценовыми и во многом даже с сарматскими флорами Украины (Дорофеев, 1955а) и Ростовской обл. (Дорофеев, 1959а). Состав флор этой группы очень пестрый, что характерно для миоцена. В них очень много олигоценовых форм — *Taxodium dubium*, *Stratiotes kaltennordheimensis*, *Spondiaecarpum turbinatum*, *Azolla ventricosa*. В рассматриваемых флорах эти виды уже не господствуют, но еще встречаются и определенно свидетельствуют за нижние горизонты миоцена. Очень архаичны по их морфологии *Selaginella tertiaria*, *Potamogeton antiquus* *Cladium macrocarpum*, *Cl. europaeum*, *Myriophyllum giganteum*, описываемые ниже как новые виды. Несомненно архаичен и *Scirpus palibinii*, известный из миоцена Ростовской обл. и Западной Сибири, связанный родством с современными тропическими видами этого рода. Все это — наследие более древней флоры. В то же время в флорах этой группы много неофитов, появившихся в миоцене и частично переходящих в плиоцен, — *Azolla pseudopinnata*, *Caldesia tertiaria*, *Hypericum coriaceum*. Совсем не удивительно для всего миоцена наличие современных, широко распространенных видов *Potamogeton pectinatus*, *Urtica dioica*. Эти мио-плиоценовые и современные виды сближают рассматриваемые флоры с флорами следующей группы. Уверенно различить их можно только на очень полных сборах, при очень тщательных исследованиях большого материала.

5) Скв. 55, гл. 46.7, Иваново-Антопольский участок Брестской обл. Порода: глина серо-коричневая. *Salvinia* sp. — мегаспоры, *Azolla ventricosa* Nikitin — мегаспоры, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer — семя, *Pinus* sp. — обломки хвой, *Typha* sp. — тегмены, *Najas* sp. — обломки семян, *Alisma* sp. — тегмены, *Cladium europaeum* Dorofeev, sp. nov. — орешки, *Scirpus* cf. *palibinii* Nikitin — обломки орешков, *S.* cf. *mucronatus* L. — орешки, *Nuphar* sp. — обломки семян, *Nymphaea* sp. — обломки семян, *Hypericum coriaceum* Nikitin — семена, *Hypericum* sp. — семена, *Decodon* cf. *globosus* (E. M. Reid) Nikitin — семя, *Trapa* sp. — обломки плодов, *Myriophyllum giganteum* Dorofeev, sp. nov. — орешки, *Umbelliferae* gen. — обломки плодов, *Styrax* sp. — обломки семян.

6) Скв. 11, гл. 27.0—28.0, близ с. Парахонск Брестской обл. Порода: глина опесчаненная, серовато-коричневая. *Selaginella tertiaria* Dorofeev, sp. nov. — мегаспоры, *Typha* sp. — семена, *Potamogeton natanellus* Dorofeev, sp. nov. — косточки, *Alisma* sp. — семена, *Scirpus* cf. *mucronatus* L. — орешки, *Brasenia* sp. — обломки семян.

7) Скв. 87, гл. 28.3—29.5, близ с. Житковичи Гомельской обл. Порода: глина серовато-коричневая. *Taxodiaceae* gen. — обломки хвой, *Cladium macrocarpum* Dorofeev, sp. nov. — орешки, *Carex* sp. — орешки.

8) Скв. 95, гл. 22.75—23.70, близ с. Житковичи Гомельской обл. Порода: глина серовато-коричневая. *Taxodiaceae* gen. — обломки хвой, *Scirpus* sp. — орешки, *Cladium macrocarpum* Dorofeev, sp. nov. — орешки, *Carex* sp. — орешки, *Aracispermum jugatum* Nikitin — семена, *Spondiaecarpum turbinatum* Menzel — обломки плода, *Hypericum* sp. — семя, *Decodon gibbosus* E. M. Reid — семена.

9) Скв. 95, гл. 17.0—18.2, близ с. Житковичи Гомельской обл. Порода: глина серовато-коричневая, плотная. *Typha* sp. — семена, *Stratiotes kaltennordheimensis* (Zenker) Keilhack — семя.

10) Скв. 96, гл. 46.8—47.8, близ с. Житковичи Гомельской обл. Порода: глина серая, тонкая. *Azolla tomentosa* Nikitin — мегаспоры, *A. pseudopinnata* Nikitin — мегаспоры, *Salvinia* sp. — мегаспоры, *Typha* sp. — тегмены, *Potamogeton pectinatus* L. — косточки, *Caldesia tertiaria* Doro-

feev — косточки, *Stratiotes tuberculatus* E. M. Reid — семя, *Alisma* sp. — тегмены, *Scirpus* cf. *carinatus* Gray — орешки, *Scirpus* cf. *mucronatus* L. — орешки, *Scirpus* sp. — орешки, *Ranunculus sceleratoides* Nikitin — плодики, *Hypericum* sp. — обломки семян, *Decodon gibbosus* E. M. Reid — семена, *Decoden* cf. *globosus* (E. M. Reid) Nikitin — семена, *Naumburgia* sp. — обломки семян.

11) Скв. 24, близ д. Осовец в Гомельской обл. Исследовалось два очень сходных по породе образца серовато-коричневых глин с различных глубин:

	гл. 54.0—60.0	гл. 60.5—65.6
Bryales gen.	+	—
Salvinia sp.	+	+
Coniferae gen.	+	—
Potamogeton antiquus Dorofeev, sp. nov.	+	+
Najas sp. (cf. *N. graminea* Del.) . .	+	+
Alisma sp.	+	+
Stratiotes sp.	+	+
Scirpus cf. *mucronatus* L.	+	+
Carex cf. *pauciflora* Light. . . .	+	+
Urtica dioica L.	+	+
Ranunculus sceleratoides Nikitin	+	+
Potentilla sp.	+	—
Hypericum coriaceum Nikitin . .	+	—
Proserpinaca sp.	+	—
Lycopus sp.	—	+
Carpolithes rosenkjaeri Hartz.	+	+

12) Скв. 75, гл. 27.0, в окрестностях г. Мозырь Гомельской обл. Порода: глина темно-серая, плотная с растительными остатками. *Azolla pseudopinnata* Nikitin — мегаспоры, *Salvinia tuberculata* Nikitin — мегаспоры, *Typha* sp. — семена, *Potamogeton* sp. — косточка, *Alisma* sp. — тегмен, *Stratiotes* sp. — обломки семени, *Scirpus* sp. — орешек, *Carex* sp. — орешек, *Nuphar* sp. — обломки семян, *Nymphaea* sp. — обломки семян, *Brasenia tuberculata* C. et E. M. Reid — семена, *Liriodendron* sp. — обломки семян, *Decodon globosus* (E. M. Reid) Nikitin — семена, *Hypericum* sp. — семя.

Группа III. Формально эта группа образцов по составу ископаемых флор с одинаковым правом может быть отнесена к верхнему миоцену (сармат, мэотис) и к нижнему плиоцену. Все обнаруженные в них виды известны из сармата (а некоторые виды и из более древних отложений) и из нижнего плиоцена. Однако миоценовый возраст для них более вероятен, чем плиоценовый. Просмотренные образцы скорее всего лишь сами по себе бедны растительными остатками, что совсем не свидетельствует о бедности флоры этой эпохи.

13) Скв. 30, гл. 97.0—99.8, у с. Красная Слобода Минской обл. Порода: глина серая, коричневатая, довольно грубая. *Alisma* sp. — тегмены, *Scirpus* cf. *mucronatus* L. — орешки, *Scirpus* cf. *carinatus* Gray — орешки, *Aracispermum* sp. — семя, *Brasenia tuberculata* C. et E. M. Reid — семена, *Nuphar* sp. — обломки семян, *Hypericum* sp. — семена.

14) Скв. 109, гл. 79.5, близ с. Красная Слобода Минской обл. Порода: глина серая, опесчаненная. *Chara* sp. — ооспора, *Salvinia* sp. — мегаспоры, *Azolla tomentosa* Nikitin — мегаспоры, *A. pseudopinnata* Nikitin — мегаспоры, *Typha* sp. — тегмены, *Potamogeton antiquus* Dorofeev, sp. nov. — косточки, *P. natanellus* Dorofeev, sp. nov. — косточки, *Najas marina* L. — семена, *Caldesia tertiaria* Dorofeev — косточки, *Alisma*

sp. — тегмены, *Stratiotes intermedius* (Hartz) Chandler — семя, *Scirpus* cf. *mucronatus* L. — орешки, *Scirpus* sp. — орешки, *Carex pauciflora* Light. — орешки, *Polygonum* sp. (e gr. *P. lapathifolium* L.) — орешки, *Ceratophyllum demersum* L. — обломки плодов, *Teucrium tatianae* Nikitin — орешки.

15) Скв. 109, гл. 99.65, близ с. Красная Слобода Минской обл. Порода: глина серая, опесчаненная. *Cladium europaeum* Dorofeev, sp. nov. — орешки, *Scirpus* cf. *carinatus* Gray — орешки.

Группа IV. К этой группе может быть отнесен один образец, который резко выделяется среди всех просмотренных почти плейстоценовым составом погребенной в нем флоры. Тем не менее это плиоценовая флора, сходная с флорами домашкинской свиты (апшерон) Среднего Поволжья. Во флорах этого типа еще встречаются настоящие третичные виды, хотя в основном они состоят из обычных плейстоценовых растений. В данном образце очень необычна *Salvinia*, — несомненно, что это не *S. natans* (L.) All.; необычен также и *Potamogeton* cf. *vaginatus* Turcz.; в составе флоры представлены в основном западноевропейский вид *Potamogeton* cf. *densus* L., на территории СССР пока еще не найденный в ископаемом состоянии, и настоящий третичный вид *Ranunculus sceleratoides* Nikitin. Все эти незначительные отклонения от современных видов в целом дают возможность отличить этот тип верхнеплиоценовой флоры от настоящих раннечетвертичных флор Русской равнины.

16) Скв. 105, гл. 75.4—75.6, близ с. Красная Слобода Минской области. Порода: глина грубая, серая, слегка коричневатая. *Bryales* gen. — веточки, *Salvinia* sp. — мегаспоры, *Potamogeton* cf. *vaginatus* Turcz. — косточка, *Potamogeton* cf. *densus* L. — косточка, *Alisma* sp. — тегмены, *Scirpus silvaticus* L. — орешки, *Carex* sp. (sect. *Vignea*) — орешки, *Rumex* sp. — орешки, *Ranunculus sceleratoides* Nikitin — плоды, *Potentilla* sp. — плодик, *Hypericum* sp. — обломки семян, *Viola* sp. — семена, *Menyanthes trifoliata* L. — семена, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench — семена, *Andromeda polifolia* L. — семена, *Stachys palustris* L. — орешек, *Mentha* sp. — орешек.

Ниже приводится описание наиболее интересных остатков и новых видов.

Selaginellaceae

Selaginella tertiaria Dorofeev, sp. nov.

Табл. I, фиг. 12—14

Диагноз. Мегаспоры сплюснутошаровидные. Лучи рубца гребневидные, постепенно снижающиеся по высоте к периферии. Поверхность матовая, белого цвета, бугорчатая.

Описание. В коллекции 7 мегаспор, 0.2—0.4 мм в диаметре, сплюснутошаровидные, с трехлучевым рубцом на верхушке. Лучи рубца гребневидные, слабо извилистые, местами с бугорками, наиболее высокие в центре, к периферии снижаются. Поверхность матовая, белого цвета, но окрашена углем в коричневый цвет. Бугорки полушаровидные, сосцевидноконические или продолговатые, различной высоты.

Сравнение. Описанные мегаспоры сходны с современными североамериканского вида *S. densa* Rydb. Несколько сходны они и с современными мегаспорами бореально-арктических или аркто-альпийских видов типа *S. selaginoides* (L.) Lk., но у последних не бывает продолговатых бугорков, а бугорки всегда округлые, конические, иногда многовершинные, у зрелых мегаспор бугорки почти всегда острые. Тем не менее общая форма, форма лучей рубца, отчасти и форма бугорков и молочно-

белый цвет сближают описанный вид с современными видами типа *S. selaginoides* (L.) Lk.

Местонахождение: Парахонск, скв. 11, гл. 27.0—28.0 м (тип).

Potamogetonaceae

Potamogeton cf. *tenuicarpus* C. et E. M. Reid

Табл. II, фиг. 5

1910. Reid C. and E. M. The lignite of Bovey Tracey, p. 173, pl. 16, f. 53—54.
1957. Chandler. The Oligocene flora of the Bovey Tracey, p. 85, pl. 11, f. 12—13.

Описание. Косточка 1.4×1.0 мм. Брюшко прямое. Столбик короткий, расположен на продолжении брюшной стороны, загнут к спинке. Концом, близким к створке, верхушка несколько приподнята. Створка полукруглая, гладкая, доходит до столбика. Бока плоские, с широкой дуговидной впадиной, заходящей от брюшка. Тонкая пленочка эпикарпия разрушена, и отверстие заполнено углем. Стенки тонкие, снаружи характерно исчерченные. Цвет коричневый.

Сравнение. Описываемая косточка сходна с косточками современного *P. coloratus* Vahl. (Приатлантическая Европа, северная и восточная Африка, Аравия, западная Индия) и ископаемыми косточками *P. tenuicarpus*, описанными из среднего олигоцена Бови Трэси в Англии, особенно с экземпляром, изображенным в работе Чэндлер (Chandler, 1957, pl. 11, fig. 13). Названные виды очень близки, для обоих характерны тонкие стенки, хотя среди косточек современного вида встречаются экземпляры с довольно толстыми стенками. Характерно также большое дуговидное отверстие на боках и тонкая исчерченность поверхности. Тот же тип плода встречается в плиоценовых и раннечетвертичных отложениях Русской равнины.

Местонахождение: Б. Лепсы, скв. 2-г, гл. 48.0—80.0.

Potamogeton antiquus Dorofeev, sp. nov.

Табл. II, фиг. 6—7

Диагноз. Косточки плоские, тонкостенные. Створка с гребнем из плоских длинных зубцов.

Описание. Косточки 2.0—2.5×1.8—1.9 мм, плоские, тонкостенные. Брюшко в верхней половине выпуклое, в нижней прямое, в середине с широким и плоским зубцом, направленным вверх. Бока плоские, со спиральной впадиной, отходящей от середины брюшка. Створка доходит до столбика, с невысоким гребнем, в верхней половине которого имеются довольно длинные, широкие, но плоские зубцы, направленные по радиусам; такие же плоские зубцы имеются и по краям верхней части створки.

Сравнение. По общей форме описанные плоды сходны с некоторыми экземплярами, встречающимися среди современных *P. compressus* L. и *P. acutifolius* Lk. Современные косточки толстые, деревянистые и не имеют зубцов на створках. Описанные мною из плиоцена Башкирии плоды *P. palaeocompressus* Dorofeev крупнее (2.8—3.0×2.4—2.7 мм), имеют более прямое брюшко, более плоские бока (с неразвитой впадиной), более высокий гребень по середине створки, но также не имеют больших и плоских зубцов, свойственных описываемым белорусским экземплярам.

Местонахождение: Красная Слобода, скв. 109, гл. 79.4; Осовец, скв. 24, гл. 54.0—60.5 (тип).

Potamogeton natanellus Dorofeev, sp. nov.

Табл. II, фиг. 8—9

Диагноз. Косточки толстые. Брюшко изогнутое. Столбик верхушечный. Ножка короткая. Бока равномерно выпуклые с отверстием. Створка килеватая, до столбика не доходит.

Описание. Косточки 2.3—2.7×1.8—2.1 мм, толстые, деревянистые. Брюшко слабо изогнутое, верхняя его половина иногда сильно выдается. Столбик прямой, верхушечный, крепкий. Ножка короткая, прижатая или сплюснутотрехугольная. Бока равномерно выпуклые с отверстием в середине. Створка килеватая, до столбика не доходит, оставляя короткое раздвоенное плечо.

Сравнение. Описываемые плоды ближе всего к современным *P. natans* L., но отличаются от них многими деталями: несколько крупнее, более выпуклое брюшко без характерного для современных изгиба, раздвоенное (желобчатое) плечо, сплюснутотрехугольная ножка, отверстие на боках больше или меньше, чем у современных, и иной формы.

Местонахождение: Красная Слобода, скв. 109, гл. 79.4; Парахонск, скв. 11, гл. 27.0—28.0 (тип).

Alismataceae

Caldesia tertiaria Dorofeev, sp. nov.

Табл. II, фиг. 10

Диагноз. Косточки крупные, толстые. Столбик на продолжении брюшной стороны. Верхушка у спинки приподнята.

Описание. Косточки 2.5—2.9×1.3—1.9 мм, косо обратнояйцевидные, толстые. Столбик располагается на продолжении брюшной стороны, иногда загнут к спинке, толстый. Верхушка близ спинки приподнята, с горбом. На поверхности видны остатки проводящих пучков в виде дуговидных жилок. Стенки толстые из трубчатых клеток, отчего у выветрившихся экземпляров общая поверхность показывает глубокие отверстия. На хорошо сохранившихся экземплярах эти отверстия прикрыты тонкими стенками, хотя общая поверхность сохраняет неглубокие, продолговатомногоугольные ячейки.

Сравнение. От более древнего, главным образом олигоценового вида *C. proventitia* Nikitin, описываемый вид отличается большей величиной, приподнятой верхушкой у спинки, смещенным к брюшной стороне и более толстым столбиком, более толстыми стенками. Новый вид ближе к современному европейскому виду *C. parnassifolia* (Bassi) Parl. По характерным плодам описываемый вид известен из миоцена Западной Си-

---

Таблица I

1—6 — *Azolla pseudopinnata* Nikitin, мегаспоры, ×50 (*1—4* — Житковичи, скв. 96, гл. 46.8—47.8; *5—6* — Красная Слобода, скв. 109. гл. 79.5).

7—9 — *Azolla ventricosa* Nikitin, мегаспоры, ×50. Иваново-Антопольский участок, скв. 55, гл. 46.7.

10—11 — *Azolla tomentosa* Nikitin (*10* — мегаспора, ×50; *11* — глохидии, ×200). Житковичи, скв. 96, гл. 46.8—47.8.

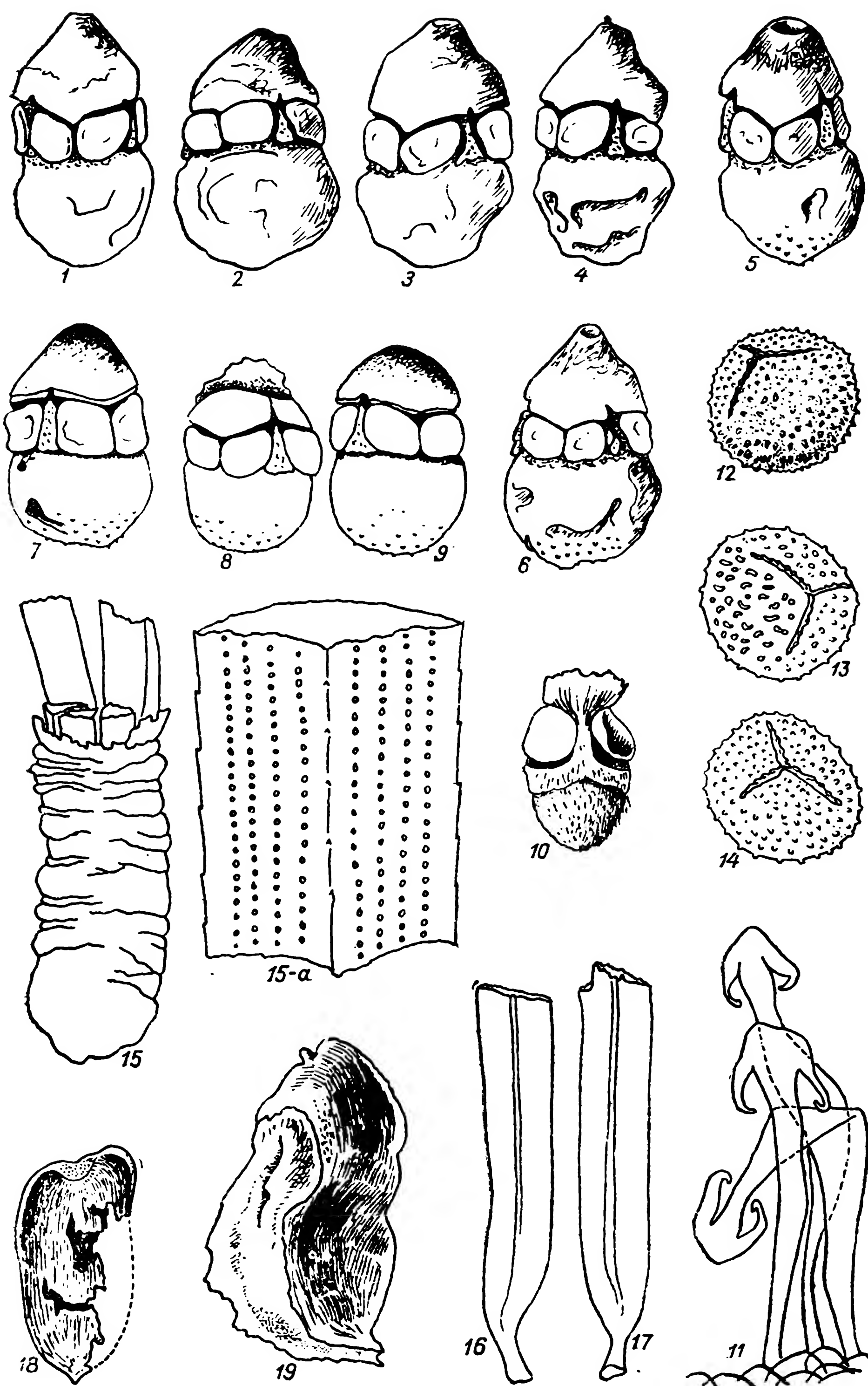
12—14 — *Selaginella tertiaria* Dorofeev, мегаспоры, ×50. Парахонск, скв. 11, гл. 27.0—28.0.

15 — *Pinus* sp., пучек хвой, ×9 (*15а* — кусочек хвои, ×30). Б. Лепсы, скв. 2-Г, гл. 60.0.

16—17 — *Cedrus* sp., хвои, ×9. Б. Лепсы, скв. 2-Г, гл. 48.0—80.0.

18 — *Sequoia* sp., семя, ×9. Кобрин, скв. 89, гл. 51.8.

19 — *Taxodium dubium* (Sternb) Heer, семя, ×9. Кобрин, скв. 89, гл. 51.8.


1
2
3
4
5
7
8
9
6
12
13
14
10
15
15-а
16
17
11
18
19

бири и из плиоцена Татарии. *C. proventitia* Nikitin, по-видимому, ближе к тропическим представителям этого рода, хотя они формально объединяются с тем же европейским видом *C. parnassifolia* (Bass.) Parl.

Местонахождение: Красная Слобода, скв. 109, гл. 79.4 (тип); Житковичи, скв. 96, гл. 46.8—47.8.

Hydrocharitaceae

Stratiotes kaltennordheimensis (Zenker) Keilhack

Табл. II, фиг. 1—2

Семя 7.5×3.4 мм. Микропилярное отверстие косое, базальное. Рубчик в основании спинки. Киль широкий, толстый. Кожура толстая, деревянистая. Поверхность покрыта мелкими округлоквадратными ячейками и крупными продолговатыми бугорками, образующими продольные гребни.

Местонахождение: Житковичи, скв. 95, гл. 17.0—18.2.

Stratiotes tuberculatus E. M. Reid

Табл. II, фиг. 3

Семя 9.5×4.2 мм. Микропилярное отверстие почти горизонтальное, выходит в брюшную сторону. Рубчик базальный. Киль широкий толстый. Кожура толстая, деревянистая. Поверхность покрыта округлоквадратными ячейками и продолговатыми в продольных рядах бугорками, образующими гребни.

Местонахождение: Житковичи, скв. 96, гл. 46.8—47.8.

Stratiotes intermedius (Hartz) Chandler

Табл. II, фиг. 4

Семя 8.0×3.3 мм. Кожура тонкая. Киль узкий. Ячейки поверхности округлоквадратные, мельче, чем у предыдущих видов. Бугорки невысокие, ниже по высоте, гребни короче.

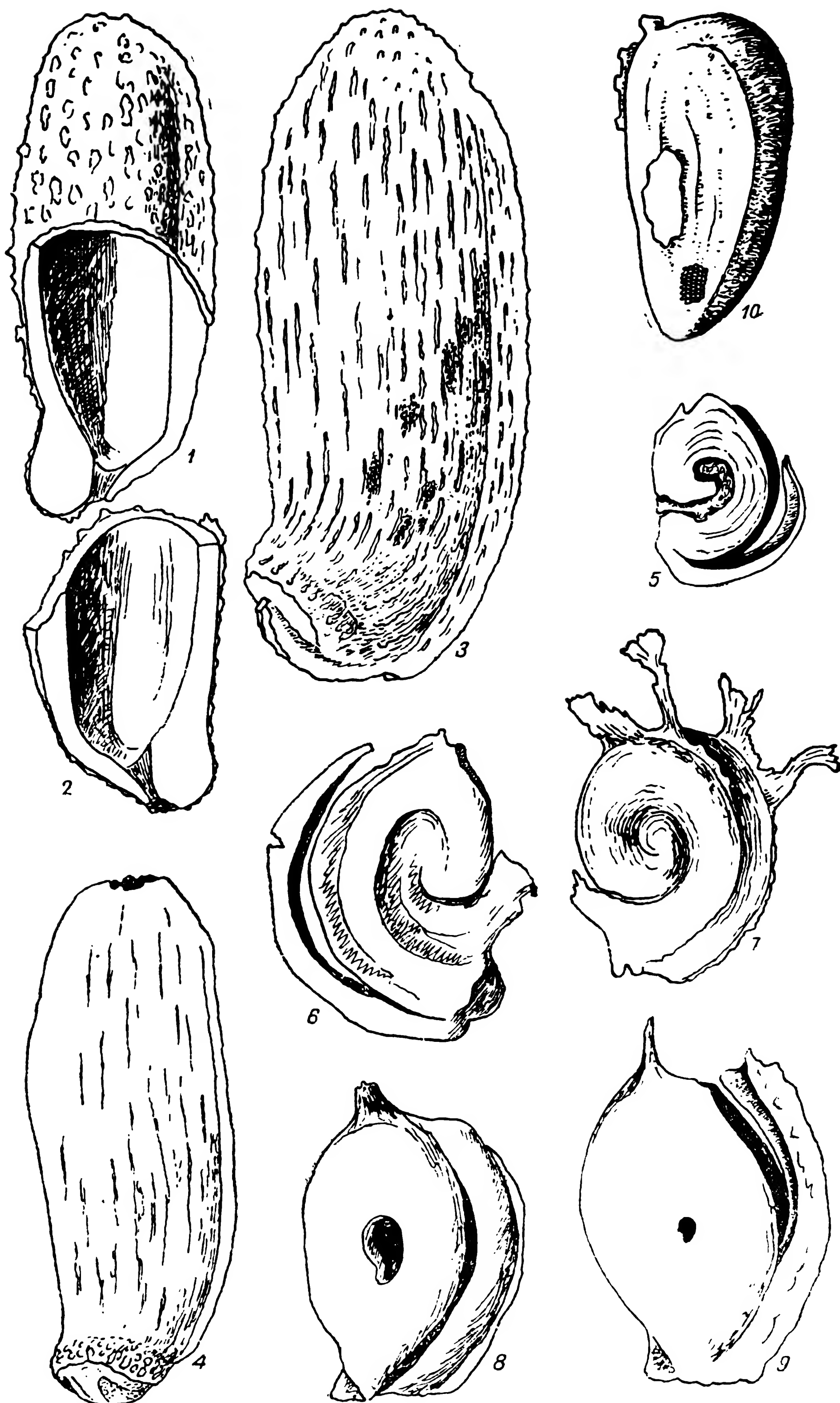
Местонахождение: Красная Слобода, скв. 109, гл. 75.5.

Примечание. В своей монографии Чэндлер (Chandler, 1923) указывала следующие стратиграфические границы распространения описываемых видов:

S. intermedius — Preglacial (верхний плиоцен — плейстоцен), *S. tuberculatus* — верхний миоцен—нижний плиоцен, *S. kaltennordheimensis* — нижний миоцен, буроугольная толща Западной Европы.

Таблица II

1—2 — *Stratiotes kaltennordheimensis* (Zenker) Keilhack, семя, ×9. Житковичи, скв. 95, гл. 17.0—18.2.
3 — *Stratiotes tuberculatus* E. M. Reid, семя, ×9. Житковичи, скв. 96, гл. 46.8—47 8.
4 — *Stratiotes intermedius* (Hartz) Chandler, семя, ×9. Красная Слобода, скв. 109, гл. 75.5.
5 — *Potamogeton* cf. *tenuicarpus* C. et E. M. Reid, косточка, ×16. Б. Лепсы, скв. 2-Г, гл. 48.0—80.0.
6—7 — *Potamogeton antiquus* Dorofeev, sp. nov., косточки, ×16 (*6* — Красная Слобода, скв. 109, гл. 79.4; *7* — Осовец, скв. 24, гл. 54.0—60.5).
8—9 — *Potamogeton natanellus* Dorofeev, sp. nov., косточки, ×16 (*8* — Красная Слобода, скв. 109, гл. 79.4; *9* — Парахонск, скв. 11, гл. 27.0—28.0).
10 — *Caldesia tertiaria* Dorofeev, костокча, ×16. Красная Слобода, скв. 109, гл. 79.4.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

Новыми исследованиями установлено, что *S. intermedius* встречается не только в нижнем—среднем плиоцене, но и в верхнем миоцене, например на Дону. *S. tuberculatus* в настоящем плиоцене на территории СССР нигде не обнаружен, а известен лишь из сармата Украины и древнее, вплоть до олигоцена. *S. kaltennordheimensis* найден в СССР впервые, но очень вероятно, что и его стратиграфические границы также будут сдвинуты вниз по крайней мере до среднего—верхнего олигоцена.

Cyperaceae

Cladium macrocarpum Dorofeev, sp. nov.

Табл. III, фиг. 7—9

Диагноз. Орешки крупные, 2—3 мм длины.

Описание. Орешки 2.1—3.0×1.6—2.1 мм, булавовидные. Верхняя часть раздутая. Бугорок на верхушке не развит. Нижняя половина сужена в горлышко, от которого отходит дисковидное основание, сходное с таковым у рюмки, но разделенное па 3 лопасти с полулунными отверстиями в каждой лопасти. От верхушки до основания проходят 3 бороздки, заканчивающиеся небольшими выступами в полулунных отверстиях основания, от которых у современных плодов отходят щетинки, не сохранившиеся у ископаемых. Стенки толстые. Поверхность матовая, черного или темно-серого цвета.

Сравнение. Описанные плоды резко отличаются от плодов известных современных и ископаемых видов этого рода исключительно большой величиной и горлышковидным сужением нижней их половины.

Местонахождение: Житковичи, скв. 87, гл. 28.3—29.5 и скв. 95, гл. 22.75—23.70 (тип).

Cladium europaeum Dorofeev, sp. nov.

Табл. III, фиг. 10—12

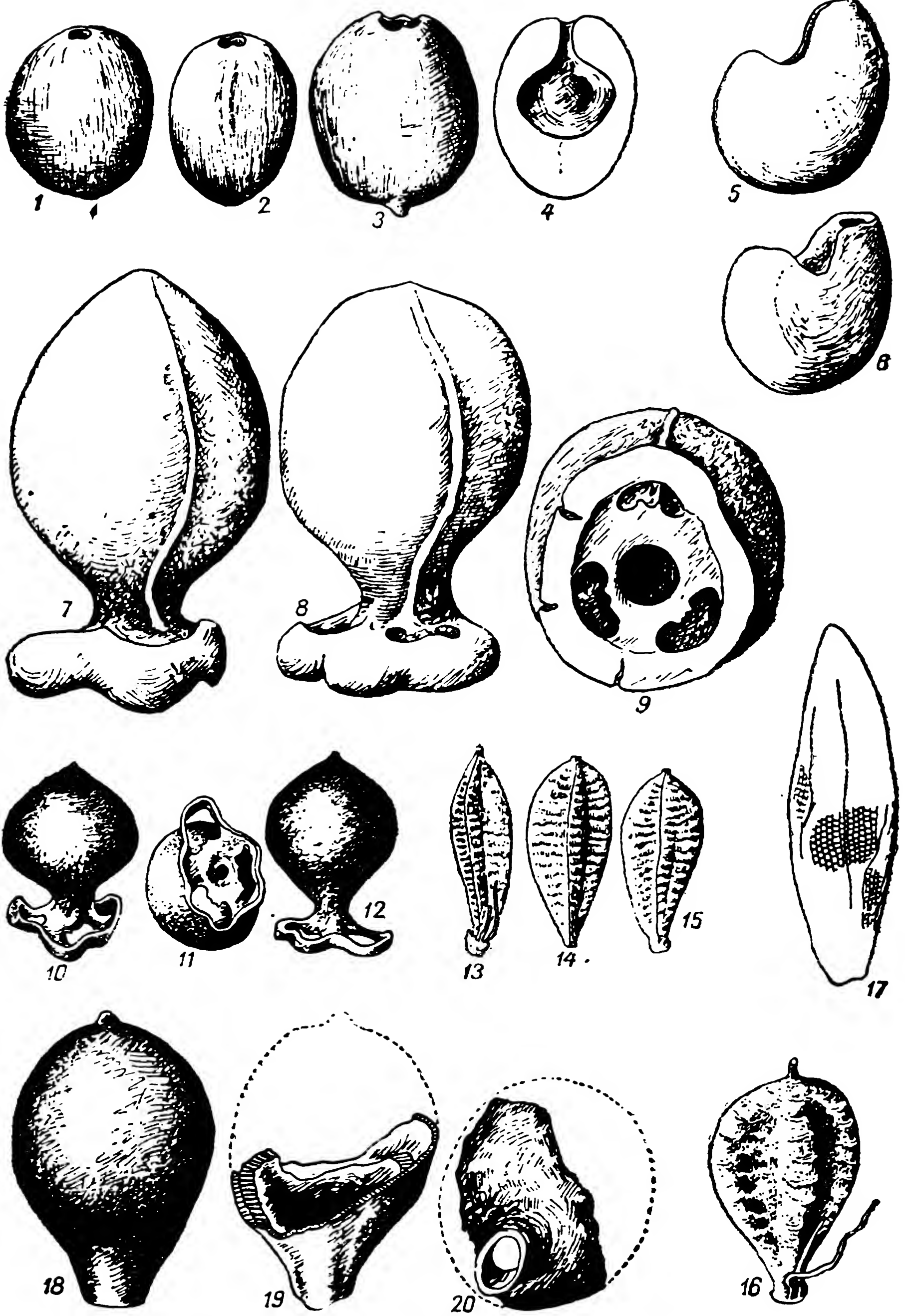
1959. *Cladium reidiorum*. Дорофеев. Материалы к познанию миоценовой флоры Ростовской обл., стр. 168, т. III, фиг. 9—11.

Диагноз. Орешки с сильно раздутой, почти шаровидной верхушкой, узким горлышком, широкими лопастями основания.

Описание. Орешки 1.2—1.3×1.0—1.1 мм, булавовидные. Верхняя половина сильно раздута, с заметным коническим бугорком на шиповатой верхушке. Нижняя половина сужена в узкое горлышко. Лопасти основания с большими отверстиями. Стенки толстые, матовые, черного цвета. Поверхность некоторых экземпляров несет характерный для плодов осоковых рисунок из мелких ячеек.

Таблица III

1—4 — *Aracispermum ovale* Dorofeev, sp. nov., семена, ×16 (*4* — семя в разрезе). Б. Лепсы, скв. 2-Г, гл. 40.0—80.0.
5—6 — *Epipremnum reniculum* (Ludwig) Kirchheimer, семена, ×9. Кобрин, скв. 295, гл. 55.7—56.5.
7—9 — *Cladium macrocarpum* Dorofeev, sp. nov., орешки, ×16. Житковичи, скв. 95, гл. 22.75—23.70.
10—12 — *Cladium europaeum* Dorofeev, sp. nov., орешки, ×16. Красная Слобода, скв. 109, гл. 99.65.
13—15 — *Scirpus* sp., орешки, ×16 (*13* — Кобрин, скв. 336, гл. 62.5; *14—15* — Житковичи, скв. 95, гл. 22.7—23.7).
16 — *Scirpus* cf. *mucronatus* L., орешек, ×16. Красная Слобода, скв 109, гл. 79.5.
17 — *Najas* cf. *graminea* Del., семя, ×16. Осовец, скв. 24, гл. 60 5—65.6.
18—20 — *Aldrovanda nana* Dorofeev, sp. nov., семена, ×30. Кобрин, скв. 295, гл. 55.7—56.5.


1
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20

Сравнение. Описанные плоды отличаются от плодов *C. reidiorum* Nikitin, свойственных третичным отложениям Западной Сибири, более раздутой, шаровидной верхней половиной, более широкими лопастями основания, с более тонкими стенками колец и более узким горлышком.

Местонахождение: Красная Слобода, скв. 109, гл. 99.65 (тип); Иваново-Антопольский участок, скв. 55, гл. 46.7.

Araceae

Aracispermum ovale Dorofeev, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1—4

Диагноз. Семена овальные, иногда овальносердцевидные. Семевход узкий. Гнездо округлое.

Описание. Семена 1.1—1.4×0.9—1.1 мм, овальные, слегка асимметричные. Основание закругленное, иногда с заострением. Вход в гнездо маленький, на верхушке. Гнездо округлое, выход из него узкий. Стенки толстые, деревянистые. Эпидермис тонкий, красновато-коричневый.

Сравнение. Семена отнесены к этому роду по сходству с *A. jugatum* Nikitin: овальное гнездо с узким выходом, наличие сглаженных бугорков у входа в гнездо, сходное строение стенок и эпидермиса.

Местонахождение: Б. Лепсы, скв. 2-Г, гл. 40.0—80.0 (тип).

Droseraceae

Aldrovanda nana Dorofeev, sp. nov.

Табл. III, фиг. 18—20

Диагноз. Семена мелкие, булавовидные. Основание усеченноконическое. Шейка не обособлена.

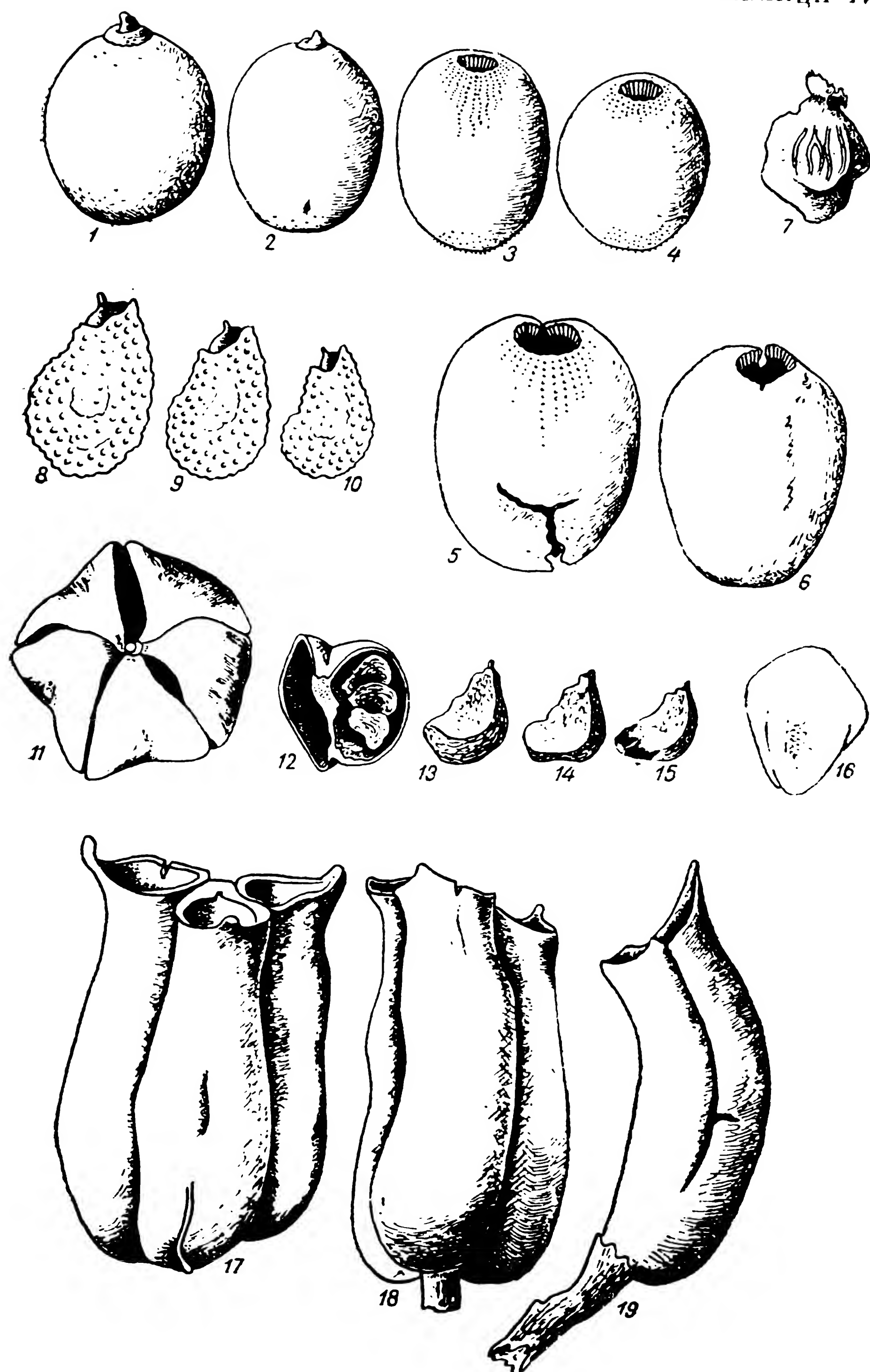
Описание. Семена 1.0—1.2×0.7—1.1 мм, булавовидные. Халазовый бугорок на закругленной верхушке хорошо виден. Основание с усеченноконическим, почти не обособленным горлышком. Кожура двуслойная, каждый слой из столбчатых клеток, внешний черного, внутренний коричневого цвета, клетки его почти просвечивают. Бугорки поверхности — выпуклые, торцы столбиков — невысокие, почти незаметные, округломногоугольные, на поверхности шейки торцы клеток постепенно становятся продолговатыми.

Сравнение. Описанный вид отличается от всех известных ископаемых и современного вида мелкими семенами, булавовидной их формой и усеченноконической, а не цилиндрической шейкой, постепенно выходящей из тела семени.

Местонахождение. Кобрин, скв. 295, гл. 55.7—56.5 (тип).

Таблица IV

1—4 — *Brasenia victoria* (Casp.) Weberb., семена, ×9. Кобрин, скв. 295, гл. 56.5.
5—6 — *Brasenia tuberculata* Reid семена, ×9. Красная Слобода, скв. 30, гл. 97.8—99.8.
7 — *Boehmeria* cf. *cylindrica* Willd., орешек, ×16. Кобрин, скв. 295, гл. 565.
8—10 — *Melastomites tertiarius* Dorofeev, sp. nov., семена, ×16. Б. Лепсы, скв. 2-Г, гл. 48.0—80.0
11—15 — *Gaultheria europaea* Dorofeev, sp. nov. (*11* — коробочка, ×9; *12* — створка коробочки, ×9; *13—15* — семена, ×16). Б. Лепсы, скв. 2-Г, гл. 48.0—80.0.
16 — *Decodon globosus* (Reid) Nikitin, семя, ×16. Иваново-Антопольский участок, скв. 55, гл. 46.7.
17—19 — *Myriophyllum giganteum* Dorofeev, sp. nov., орешки, ×16. Иваново-Антопольский участок, скв. 55, гл. 46.7.


1
2
3
4
7
8
9
10
5
6
11
12
13
14
15
16
17
18
19

Melastomaceae

Melastomites tertiarius Dorofeev, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 8—10

Диагноз. Семена мелкие, полусогнутые, сверху прикрытые крышечкой. Поверхность мелкоячеистая с редкими, приплюснутососцевидными бугорками.

Описание. Семена 1.1—1.3×0.8—1.1 мм, с крючковидно загнутым основанием, в очертании косояйцевидные, толстые, слегка сплюснуты. Верхушка косо срезана, слегка выемчатая, прикрытая крышечкой с тупым бугорком. Кожура толстая. Поверхность коричневая, матовая, с мелкими округломногоугольными ячейками. Кроме того, на поверхности рассеяны редкие, округлые, приплюснутососцевидные бугорки.

Сравнение. Семена этого же вида описаны из буроугольных отложений Польши под названием *Portulaca* sp. (Raniecka-Bobrowska, 1959, p. 169, t. 16, fig. 11—14). Однако они, как и описываемые из нашей коллекции, принадлежат какому-то роду сем. *Melastomaceae*, имеющему семена именно такой, очень характерной формы (см., например, семена рода *Rhexia*, изображенные в работе M. L. Fernald [1935]). К сожалению, много родов этого, в основном тропического семейства, имеют сходные семена (*Rhexia*, *Dissotis*, *Monochaetum*), поэтому в настоящее время лучше остановиться на формальном родовом названии *Melastomites*, употребляемом в работах, посвященных листовым флорам. Семена того же типа строения и величины встречены мною в глинах у с. Киреевского на р. Оби (миоцен).

Местонахождение. Б. Лепсы, скв. 2-Г, гл. 48.0—80.0 (тип).

Halorrhagaceae

Myriophyllum giganteum Dorofeev, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 17—19

Диагноз. Орешки крупные, кувшиновидные. Стенки кожистые.

Описание. Орешки в группах по 3 (а не по 4, как у всех современных видов), на довольно толстой ножке (возможно, на обломке стебля), 2.9—3.0×1.0—1.2 мм, продолговатые, слегка согнутые в оси, в нижней половине слегка раздутые в сторону спинки, с закругленным основанием, близ верхушки сужены в горлышко. Верхушки срезаны горизонтально или косо, причем спинной край оттянут в острие и приподнят. Спинка закругленная, гладкая, хотя на отдельных экземплярах сохранились остатки продольной бороздки. Стенки кожистые, плавно измятые, снаружи гладкие.

Сравнение. По форме описанные плоды сходны с плодами современного *M. alteniflorum* DC. (Скандинавия, Атлантическая и Средняя Европа, Дальний Восток, Северная Америка), но намного крупнее их (современные 1.7—2.0×0.6—0.8 мм). Другие виды этого рода имеют деревянистые или кожистые плоды, заметно отличающиеся по форме от описываемых и также значительно меньшие по величине.

Местонахождение: Иваново-Антопольский участок, скв. 55, гл. 46.7 (тип).

Ericaceae

Gaultheria europaea Dorofeev, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 11—15

Диагноз. Коробочки сплюснутошаровидные, пятистворчатые. Семена мелкие, полусогнутые, неправильноклиновидные, с ячеистой поверхностью.

Описание. Коробочки сплюснутошаровидные, около 5 мм в наибольшем диаметре, из 5 створок. Верхние концы створок загнуты внутрь, образуют углубление на верхушке коробочки, из которого (у современных) поднимается столбик. Каждая створка имеет внутри перегородку, проходящую вдоль по середине; при соединении створок эти перегородки делят полость коробочки на 5 гнезд. Семена расходятся радиально от центра коробочки, многочисленные, 0.7—1.0×0.6—1.0 мм, полусогнутые, неправильноклиновидные, угловаторебристые по краям, крепкие. Поверхность отчетливо ячеистая, черно-коричневая, тускло-блестящая. Ячейки неправильномногоугольные с невысокими, но отвесными, слегка извилистыми стенками.

Сравнение. По всем признакам описанные остатки относятся к подсемейству *Andromedeae.* Из просмотренных родов я остановился на *Gaultheria*, как самом близком к ископаемым. Этот род ныне содержит более 100 видов, распространенных в Северной и Южной Америке, в Восточной Азии и Австралии. Это вечнозеленые кустарники, иногда стелющиеся или небольшие деревца. К описанному виду близки современные *G. miqueliana* Takedo (Япония), *G. yunnanensis* (Fr.) Rehd., *G. borneensis* Stapl (Филиппины) и американские *G. conferta* Benth., *G. borosmoides* Rusby, *G. trachysperma* DC., *G. cordifolia* H. B. K., хотя ни один из названных современных видов, по-видимому, не является аналогом ископаемого. Современные семена *Leucothoe* отличаются от описанных значительно больше. Очень интересно отметить сходство описанных ископаемых плодов и семян с современными *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, но в деталях они отличаются меньшей согнутостью, большей величиной, меньшей толщиной, менее глубокими и продолговатыми ячейками (особенно близ халазы).

Очень сходные семена и плоды *Andromedeae* gen. приводит из эоцена Гордля М. Чэндлер (Chandler, 1925—1926, p. 37—38, pl. VI, fig. 7—8), но они мельче описываемых (0.33×0.16 мм), хотя, по-видимому, также принадлежат роду *Gaultheria*.

Местонахождение: Б. Лепсы, скв. 2-Г, гл. 48.0—80.0 (тип); Кобрин, скв. 295, гл. 55.7—56.5.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. (1955а). Сарматские растения с рек Тилигула и Ю. Буга. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, 11. — Дорофеев П. И. (1955б). Мэотическая флора из окрестностей г. Одессы. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, 11. — Дорофеев П. И. (1956). О плиоценовой флоре нижней Камы. Сб. «К 75-летию акад. В. Н. Сукачева». — Дорофеев П. И. (1957). Материалы к познанию западно-сибирской третичной флоры. Сб. «Памяти А. Н. Криштофовича». — Дорофеев П. И. (1958). Об олигоценовой флоре у д. Реженки на р. Б. Киргизке в Западной Сибири. ДАН СССР, 123, 1. — Дорофеев П. И. (1959а). Материалы к познанию миоценовой флоры Ростовской обл. Проблемы ботаники, IV. — Дорофеев П. И. (1959б). Об олигоценовой флоре у с. Козюлино в устье р. Томи. ДАН СССР, 127, 5. — Колесникова Т. Д. (1956). К флоре буроугольных отложений Башкирии. ДАН СССР, 111, 3. — Bakhuizen R. S. (1958). Are *Epipremnum* Schott, *Raphidophora* Hassk. and *Monstera* Adans congeneric? Blumea, suppl. IV. — Chandler M. E. J. (1923). The geological history of the genus *Stratiotes.* Quart. Journ., 71. — Chandler M. E. J. (1925—1926). The

Upper Eocene flora of Hordle, Hants. Palaeontogr. Soc. London, I—II. — Chandler M. E. J. (1957). The Oligocene flora of the Bovey Tracey lake basin, Devonshire. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geology, 3, 3. — Fernald M. L. (1935). *Rhexia* in Northern America. Rhodora, 37, 437. —Kirchheimer F. (1957). Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. Halle/S. — Kräusel R. (1919). Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs. Jahrb. Preuss. Landesanst., 38. — Kräusel R. (1920). Nachträge zur Tertiärflora Schlesiens. Jahrb. Preuss. Landesanst., 39. — Lancucka-Środoniowa M. (1957). Mioceńska flora z Rypina na Pojezierzu Dobrzyńskim. Prace Inst. Geol., 15. — Ludwig R. (1857). Fossile Pflanzen aus der jüngsten Wetterauer Braunkohle. Palaeontographica, 5. — Raniecka-Bobrowska J. (1959). Trzeciorzędowa flora nasienna z Konina. Z badań trzeciorzędu w Polsce, 2. — Reid C. and E. M. Reid. (1910). The lignite of Bovey Tracey. Philos. Transact., 201 (B).

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ON THE TERTIARY FLORA OF BYELORUSSIA

By P. I. Dorofeev

SUMMARY

The paper deals with the sixteen fossil floras from core samples collected during 1954—1957 in the South Byelorussia. The lists of species of plants that have been identified are given in the Russian text.

These floras are of different age.

The first group of the fossil floras (Nos 1—4) from the brown-coal sand of the Brest-Kobrin depression was determined by the author as belonging to the Middle-Upper Oligocene.

The age of the second group (Nos 5—12) from the variegated clays that covered the brown-coal strata is regarded by the author as the Lower-Middle Miocene.

The third group (Nos 13—15) from the grayish clays may be considered to belong to the Upper Miocene (Sarmatian or Meothic) as well as to the Lower Pliocene, but the author estimates the age of this group as the Upper Miocene.

The fourth group represented by only one flora from the sample № 16, despite its almost purely Pleistocene composition, is referred to the Upper Pliocene on the basis of its comparison with the Upper Pliocene (Apsheronian) floras of the basin of the middle course of the Volga.

The second part of the paper contains the description of the most interesting forms including new species.

С. С. Замотайлов

О ПЕРИОДЕ «ПОКОЯ» ЗАРОДЫША У *ARACHIS HYPOGAEA* L.

С 5 рисунками

(Получено 30 IX 1957)

Среди культурных растений арахис выделяется такими биологическими особенностями, как геокарпия и факультативная клейстогамия. Если плод развивается из завязи цветка, расположенного на поверхности, то он проходит в своем развитии два этапа. На первом этапе завязь разрастается в основном в длину, благодаря деятельности интеркалярной меристемы, расположенной сразу за полостью завязи, чуть базальнее ее. В литературе по арахису плод на этом этапе развития обычно обозначается термином «гинофор». Смит (Smith, 1950) указал на неправильность применения этого термина в данном случае и предложил другой термин — «peg». Пег обладает положительным геотропизмом, благодаря чему он погружается в почву.

После погружения конца завязи в почву начинается второй этап развития завязи в плод. Апикальный конец завязи (где расположена полость завязи с семяпочками) в почве начинает разрастаться в боб, обладающий всеми морфологическими признаками плодов, обозначаемых этим термином. Но боб составляет только часть плода арахиса. Остальная часть плода на этом этапе развития обычно обозначается в литературе тоже термином «гинофор», что является неправильным с точки зрения морфологии и порождает путаницу. Джекобс (Jacobs, 1947) эту часть плода обозначил термином «stipe». А. И. Матюшенко (1953) предложил для этой цели русский термин «плодовый стержень».

Если плод арахиса развивается из завязи цветка, расположенного в почве, то первый этап развития завязи в плод сильно сокращается и плодовый стержень оказывается укороченным.

При обычном способе культуры кустовых форм арахиса базальная часть растения вместе с соцветиями оказывается погруженной в почву, так как при прорастании семян несколько первых узлов главного стебля, а, следовательно, и несколько узлов нижних ветвей первого порядка проростка не выносятся на поверхность; кроме того, нижняя часть растения засыпается при культивациях и окучиваниях. Поэтому обычно на растении арахиса имеются как подземные, закрытоцветущие (клейстогамные), так и надземные, открытоцветущие (хазмогамные) цветки. Соответственно этому и плодообразование идет по двум типам, описанным выше (Умен, 1933).

Если принимать искусственные меры к тому, чтобы все цветки арахиса развивались на поверхности (путем более мелкой заделки семян при посеве и путем отгребания почвы от растения), то они все будут хазмогамными. Наоборот, если любой бутон любой формы арахиса погрузить в почву, он дает клейстогамный цветок. Это отчетливо показали Д. П. Умен (1933) и Е. В. Белова (1953).

Как видно из сказанного, в норме боб арахиса не может образоваться на поверхности. Д. П. Умен (1933) и Шибуя (Shibuya, 1935) показали, что необходимыми условиями нормального образования боба арахиса являются: наличие влаги, темнота, определенная температура и доступ кислорода, — все эти условия имеются обычно в почве. На поверхности плодового стержня и разрастающегося боба в почве образуются волоски такого же морфологического типа, как и корневые. Бурхарт и Коллинз (Burkhart a. Collins, 1941) показали, что плоды арахиса способны поглощать из почвы воду и растворимые в ней соли. У некоторых форм арахиса бобы могут образовываться и на воздухе, только они никогда не достигают обычной величины и имеют ненормальную форму. Об этом сообщают Смит (Smith, 1950) и М. Г. Дерищев (1953).

Многие исследователи, работающие с арахисом, принимались за изучение эмбриогении этого растения (Banerji, 1938; Шмаргонь, 1949; Smith, 1956).

Шибуя (Shibuya, 1935) считал, что во время роста плода в воздухе, зародыши его семяпочек после небольшого числа клеточных делений прекращают рост, который возобновляется только после погружения плода в почву. Смит (Smith, 1956) не согласен с этим положением: он считает, что эндосперм и зародыш только замедляют свой рост во время быстрого роста плода в длину. Е. М. Шмаргонь (1949) сообщает о том, что «покой» зародыша может длиться до конца вегетации. Джекобс (Jacobs, 1947) показал, что на всем протяжении интеркалярной меристемы плода арахиса разорванные спиральные сосуды постоянно заменяются новыми за счет клеток, происходящих из прокамбия. Также на всем протяжении интеркалярной меристемы им были обнаружены и ситовидные трубки. Джекобс считает, что интеркалярная меристема не препятствует поступлению питательных веществ к семяпочкам и что ее наличие не является причиной «покоя» зародыша.

Целью настоящей работы было изучение тех особенностей в развитии зародыша и эндосперма у арахиса, которые связаны с геокарпией. Центральным моментом работы является вопрос о «покое» зародыша.

Материал и методика. При изучении эмбриогении арахиса в связи с особенностями биологии цветения и плодообразования большое значение имеет разработка методики получения материала. После первого года работы пришлось почти полностью отказаться от простого сбора материала путем фиксаций без предварительной подготовки материала, так как таким путем не удалось ответить почти ни на один из поставленных вопросов. В последующие годы собирался материал, полученный в соответствующим образом поставленных опытах.

При постановке этих опытов растения выращивались на возвышениях из почвы, обложенных кирпичной кладкой, что значительно облегчало проведение всех манипуляций с цветками и плодами. Принимались меры к тому, чтобы все части растения выше корневой шейки не были погружены в почву, что обеспечивало продуцирование растением только хазмогамных цветков. После того как растения хорошо развились и наступили оптимальные погодные условия, отмечались цветки одного дня цветения, при этом все остальные бутоны соцветия (соплодия) или уже образовавшиеся плоды удалялись, чтобы потом плод, образовавшийся из завязи отмеченного цветка не спутать с другими плодами этого же соцветия (соплодия). С этими завязями от одного дня цветения было проведено несколько вариантов опыта.

1) Одна часть завязей была искусственно погружена в почву через 13 суток после зацветания. В течение 13 суток ни одной из подопытных завязей искусственно не давалось возможности погрузиться в почву, что примерно соответствовало естественному типичному отрезку времени нахождения завязи на первой стадии ее развития в плод.

2) Другая часть завязей была погружена в почву в день цветения. Считалось, что при этом создаются условия для развития завязи в плод, аналогичные естественным условиям развития плода из завязи подземного клейстогамного цветка. Правильнее было бы для этого варианта брать клейстогамные цветки, но установить день цветения клейстогамных цветков с целью этикетирования большого количества клейстогамных цветков одного дня цветения очень трудно. Очевидно, что условия развития завязи до цветения более или менее влияют на развитие завязи после цветения, но в данном опыте это влияние не учитывалось.

3) Третья часть завязей до самого последнего срока фиксации развивалась на поверхности, — все время искусственно устранялась возможность погружения их в почву.

Материал этих опытов фиксировался через определенные отрезки времени (сначала через сутки, потом через несколько суток), считая или от момента зацветания, или от момента погружения завязи в почву (в зависимости от варианта опыта).

Описанная методика получения материала для эмбриологических исследований арахиса имеет много преимуществ, она дает возможность получить четко отличающийся и сравнимый материал, что оказалось особенно важным при изучении периода покоя зародыша. Смит (Smith, 1956) получал материал для эмбриологических исследований путем фиксаций через определенные отрезки времени, считая только от момента зацветания. При этом завязи естественно погружались в почву в разное время, и последнее обстоятельство не учитывалось. Очевидно, что именно поэтому Смит не получил картины четко выраженного периода покоя зародыша арахиса.

После первого года работы было установлено, что кроме специальной экспериментальной подготовки материала большое значение имеет выбор формы или сорта арахиса для исследований, так как разные формы могут отличаться друг от друга по ряду признаков, в частности своим периодом покоя. Поэтому в последующие годы проводилось сравнительное эмбриологическое изучение разных форм и сортов арахиса, и для заключительных исследований были выбраны две отличающиеся друг от друга формы: сорт ВНИИМК 344 (типа Испанский) и сорт ВНИИМК 433 (типа Валенсия).

Материал в основном фиксировался и окрашивался по Модилевскому.

Все наблюдения и сборы материала сделаны в 1954—1956 гг. на экспериментальной базе Всесоюзного научно-исследовательского института масличных и эфиромасличных культур (г. Краснодар).

Морфологические описания первых этапов формирования зародыша и эндосперма при развитии завязи в плод в разных условиях. Морфологическое описание первых этапов формирования зародыша и эндосперма при развитии плода из надземного хазмогамного цветка вначале будет дано на примере сорта ВНИИМК 344.

В условиях Краснодара двойное оплодотворение у арахиса завершается обычно к 24-му часу после опыления. Деление первичного ядра эндосперма происходит не раньше, чем через 1.5 суток после опыления, а первое деление зиготы — не раньше чем через 2 суток. Через 2 суток после опыления в эндосперме обычно имеется 4 ядра. Через 3 суток после опыления зародыш обычно состоит из 3 клеток, а эндосперм содержит 8 ядер. К 6-м суткам после опыления число клеток в зародыше достигает 5, а число ядер эндосперма остается равным 8. Такое состояние (пятиклеточный зародыш и восьмиядерный эндосперм) зародышевый мешок сохраняет, как правило, до момента погружения завязи в почву. На примере сорта ВНИИМК 344 такое сочетание было прослежено до 39-х суток после опыления. Иногда у этого сорта до погружения завязи в почву встречается несколько большее число клеток в зародыше и 16 ядер в эндосперме, но это бывает очень редко.

Одной из самых отличительных черт зародышевого мешка арахиса является наличие в плазме его центральной клетки крупных крахмальных зерен. Более мелкие крахмальные зерна имеются также и в клетках микропилярной части покровов семяпочки. По мере развития зародыша и эндосперма этот резервный крахмал расходуется и полностью резорбируется к 6—7-м суткам после опыления, что совпадает с моментом прекращения роста зародыша и эндосперма.

Во время формирования зародыша и эндосперма до погружения завязи в почву семяпочки претерпевают и другие изменения: уменьшаются размеры ядер; становятся более мелкими ядрышки; все элементы всех органоидов менее интенсивно окрашиваются; ядра и клетки теряют округлость форм. Наиболее отчетливо все эти изменения заметны в эндосперме, менее отчетливо — в зародыше, а еще менее — в остальных тканях семяпочки. Больше всех других органоидов изменяются ядрышки: они значительно уменьшаются в размерах и слабее окрашиваются (ср. рис. 1 и рис. 2).

После погружения завязи в почву (через 4—5 суток) ткани семяпочки претерпевают обратные изменения, причем ядра и в особенности ядрышки приобретают такие большие размеры, которых они никогда не имеют во время всего периода развития завязи до погружения ее в почву. Сразу же за этими изменениями следует возобновление роста всех частей семяпочки. При этом семяпочки растут так интенсивно, как они никогда не растут во время развития завязи на поверхности почвы. Эти изменения начинаются

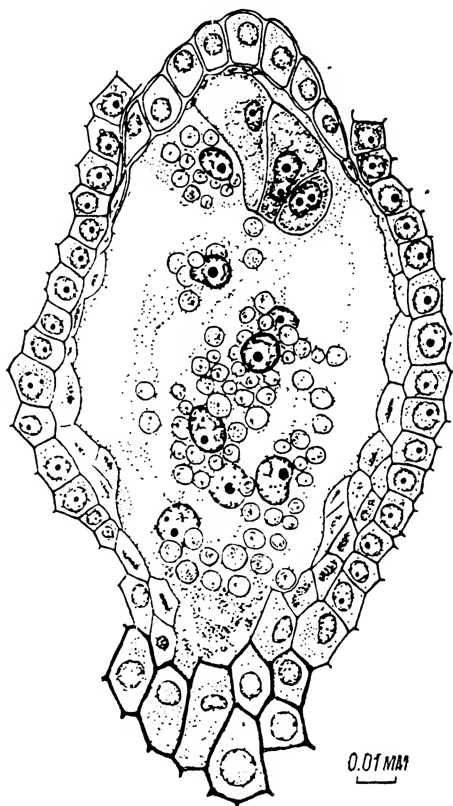


Рис. 1. Трехклеточный зародыш и восьмиядерный эндосперм арахиса (сорт ВНИИМК 344) через 3 суток после опыления наземного открытоцветущего цветка до погружения завязи в почву.

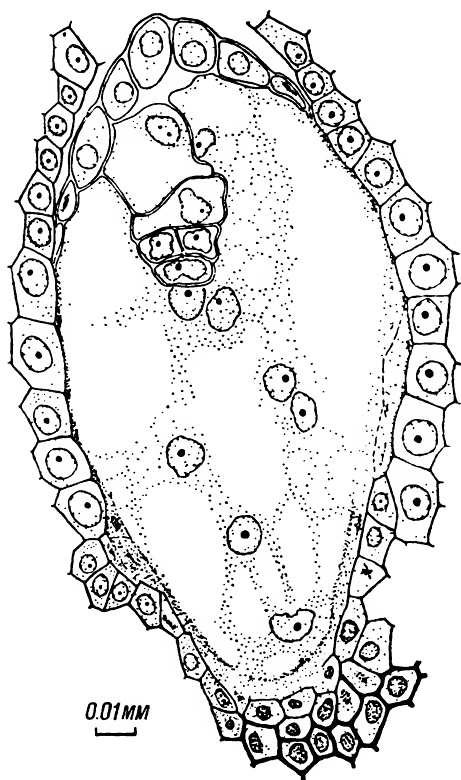


Рис. 2. Пятиклеточный зародыш и восьмиядерный эндосперм арахиса (сорт ВНИИМК 344) через 11 суток после опыления наземного открытоцветущего цветка до погружения завязи в почву.

раньше в базальной семяпочке и позже в апикальной. Изменения в эндосперме начинаются раньше, чем в зародыше (ср. рис. 1, рис. 2 и рис. 3).

Приведенные выше морфологические описания и рисунки относятся к сорту ВНИИМК 344, так как описанные нами картины изменений оказались у этого сорта более ярко выраженными, чем у остальных исследованных сортов. У других сортов эти изменения выражены менее четко, но все же всегда заметны. Например, у сорта ВНИИМК 433: резервный крахмал сохраняется более продолжительное время (остатки крахмальных зерен можно видеть через 13 суток после опыления), перед погружением завязи в почву число клеток в зародыше достигает 7—9 и больше, а число ядер в эндосперме — 16 и больше, картины уменьшения ядер и ядрышек и других изменений выражены менее ярко, чем у сорта ВНИИМК 344, приостановка роста семяпочки и зародыша не носит такого глубокого характера.

У сорта ВНИИМК 433 были произведены измерения диаметра ядер и ядрышек в эндосперме, зародыше и наружном покрове семяпочки до погружения завязи в почву, через 4 и 13 суток после зацветания и через 6 суток после погружения завязи в почву. Данные этих измерений при-

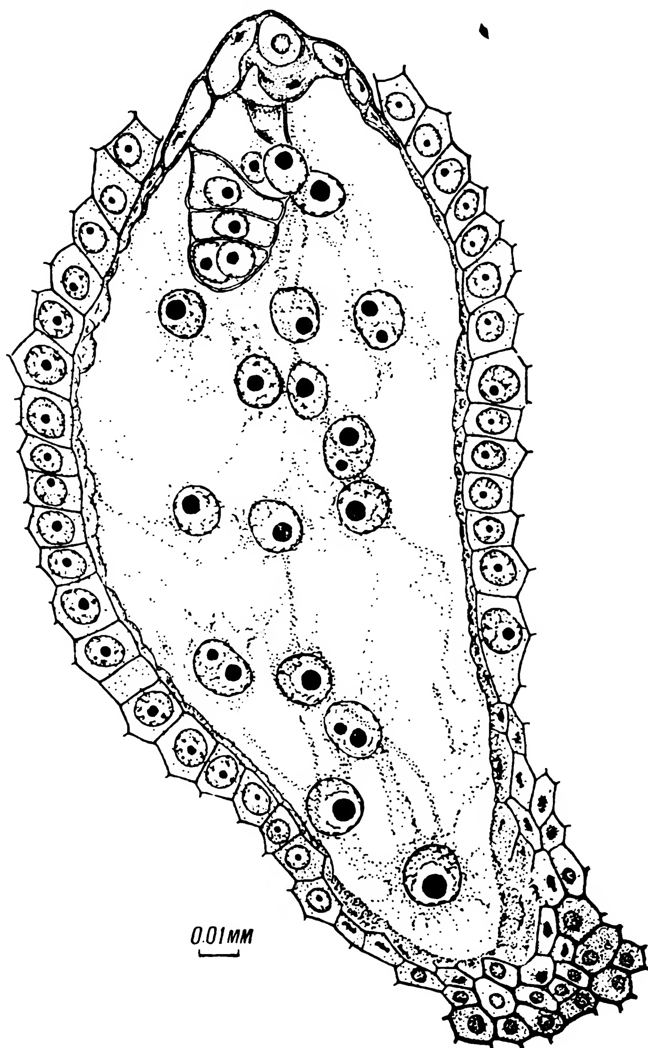


Рис. 3. Пятиклеточный зародыш и шестнадцатиядерный эндосперм арахиса (сорт ВНИИМК 344) через 4 суток после погружения в почву апикального конца завязи. Завязь произошла от наземного открытоцветущего цветка и была погружена в почву через 11 суток после опыления.

ведены в таблице (варианты опыта 1, 2 и 3). Каждая цифра таблицы есть средняя арифметическая из 30 измерений на 3 завязях.

Данные таблицы подтверждают правильность тех наблюдений, которые были сделаны на сорте ВНИИМК 344: диаметр ядер и ядрышек всех клеток семяпочек уменьшается в период развития завязей над почвой и увеличивается после погружения завязей в почву.

Все сказанное выше относится только к тому случаю, когда плод развивается из хазмогамного (надземного) цветка. В данном случае всегда

Диаметр ядер и ядрышек в клетках семяпочек арахиса сорта ВНИИМК 344 в зависимости от условий развития завязей

№ варианта	Условия развития завязей	Срок фиксации завязей	Эндосперм		Зародыш		Наружный покров семяпочки	
			диаметр ядра (в μ)	диаметр ядрышка (в μ)	диаметр ядра (в μ)	диаметр ядрышка (в μ)	диаметр ядра (в μ)	диаметр ядрышка (в μ)
1	На поверхности почвы.	Через 4 суток после зацветания	12.2	2.6	10.6	2.6	7.8	2.0
2	На поверхности почвы.	Через 13 суток после зацветания . .	7.6	1.8	6.8	1.8	6.0	1.6
3	Погружены в почву через 13 суток после зацветания.	Через 6 суток после погружения в почву	13.0	5.6	9.4	4.0	7.0	3.2
4	Погружены в почву в день цветения.	Через 3 суток после зацветания	12.2	4.8	9.4	4.0	8.4	3.0
5	На поверхности почвы.	Фиксировались наиболее утолщенные завязи (день цветения не известен)	13.4	4.6	9.0	3.4	8.6	3.0

наблюдается более или менее ярко (в зависимости от сорта) выраженный период покоя зародыша и всей семяпочки.

В тех случаях, когда плод развивается из подземного клейстогамного цветка или, как в описываемом здесь опыте, из хазмогамного цветка

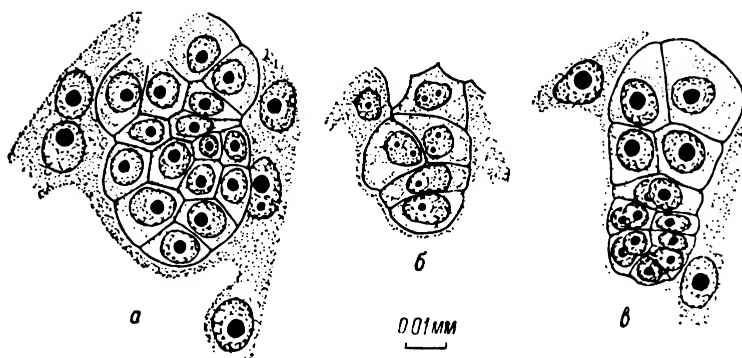


Рис. 4. Многоклеточные зародыши арахиса (сорт ВНИИМК 344) с прилегающими к ним участками эндосперма.

а — через 8 суток после опыления наземного открытоцветущего цветка, погруженного в почву в день цветения; *б* — через 8 суток после опыления наземного открытоцветущего цветка до погружения завязи в почву; *в* — из завязи с утолщенным апикальным концом до погружения завязи в почву.

искусственно погруженного в день цветения в почву, наблюдается иная картина развития зародыша и эндосперма. Здесь не имеет места приостановка роста эндосперма, зародыша и всей семяпочки. Через 8 суток после зацветания клейстогамного цветка зародыш и эндосперм имеют примерно такой же вид, какой они имеют при развитии плода из надземного хазмогамного цветка через 7—8 суток после погружения в почву (ср. рис. 4, *а* и рис. 4, *б*; см. также таблицу, вариант 4).

В связи со сказанным представляет также интерес выяснить, какие процессы протекают в завязях, если они остаются на поверхности значительно большее время, чем это обычно бывает. Выше уже сказано, что у сорта 344 завязи выдерживались на поверхности до 39 суток после опыления. Выхода семяпочки и зародыша из покоя при этом не наблюдается. Но при погружении такой «передержанной» на воздухе завязи в почву на ее конце скорее, чем обычно, начинается образование боба, и семяпочки скорее выходят из покоя. Через 4 суток после погружения

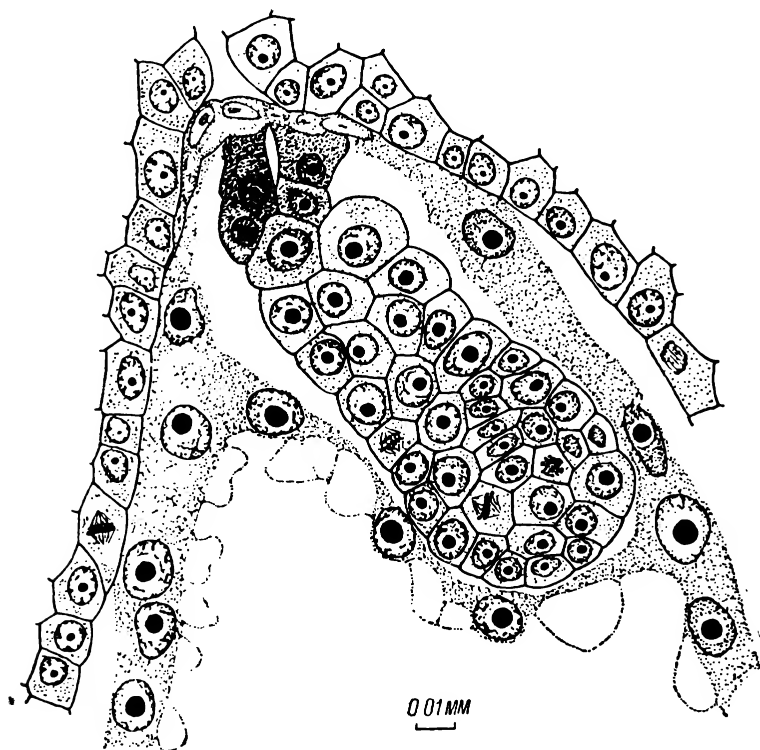


Рис. 5. Многоклеточный зародыш арахиса (сорт ВНИИМК 344), окруженный многоядерным эндоспермом через 4 суток после погружения в почву завязи, которая находилась на воздухе 26 суток после опыления наземного открытоцветущего цветка.

в почву завязей сорта ВНИИМК 344, «выдержанных» на воздухе в течение 26 суток после зацветания, они имели уже явные признаки образования боба и в их семяпочках были развиты многоклеточные зародыши при многоядерном постенном эндосперме. Через 4 суток после погружения в почву завязей этого же сорта, но выдержанных на воздухе в течение только 11 суток после зацветания, в семяпочках наблюдались обычно пятиклеточные зародыши при 16 ядрах эндосперма (ср. рис. 3 и рис. 5).

После длительного выдерживания завязей на воздухе приостанавливается их рост в длину. Микроскопический анализ показывает, что в таких завязях в области интеркалярной меристемы спиральные сосуды и ситовидные трубки развиты лучше, чем в активно растущих в длину завязях. Активно растущие в длину завязи продолжают этот рост и в первое время после погружения их в почву. Завязи, приостановившие свой рост в длину на воздухе, не возобновляют его и после погружения их в почву.

При сорокадневном выдерживании на воздухе завязей сорта ВНИИМК 433, кроме указанных выше изменений, наблюдается выход из состояния покоя зародыша и эндосперма. Это явление наблюдается у данного сорта довольно часто и в естественных условиях. К концу вегетационного периода на растениях можно видеть завязи с утолщенными концами. Микроскопический анализ этих завязей показывает, что в их семяпочках имеются зародыши, вышедшие из состояния покоя, часто состоящие из многих сотен клеток (ср. рис. 4, *б* и рис. 4, *в*; см. также таблицу, вариант 5).

Никогда не наблюдалось, чтобы подобный процесс приводил к нормальному образованию боба, но он может заходить довольно далеко. В 1954 г. с растений сорта Адыг было собрано большое количество таких «воздушных» бобов. Наиболее крупные семена из этих бобов, достигавшие в длину 5—6 мм, при посеве во влажный песок дали проростки, два из которых потом были высажены в грунт и зацвели, но заболели и плодов не дали. Замечено, что воздушные бобы чаще встречаются на растениях, находящихся в лучших условиях питания и водоснабжения, например при расширенной площади питания.

Обсуждение. На основании данных ряда авторов (Shibuja, 1935; Шмаргонь, 1949; Дерищев, 1954) и данных настоящей статьи можно считать твердо установленным фактом наличие периода покоя у зародыша арахиса при развитии плода из завязи надземного хазмогамного цветка. Этот покой не обусловлен внутренними причинами развития самого зародыша, так как в определенных условиях он может и не иметь места. Представляет интерес разобраться, какими физиологическими причинами вызывается этот покой и какой он имеет биологический смысл.

Все данные, имеющиеся по этому вопросу в литературе, и данные настоящей работы говорят о том, что период покоя у зародыша арахиса, имеющий место при развитии завязи на поверхности, а не в почве, обусловлен недостаточным притоком питательных веществ к семяпочкам. Питательные вещества, поступающие в завязь, расходуются на быстрый рост завязи в длину, а в интеркалярной меристеме постоянно нарушается проводящая система, — вновь образующиеся ее элементы не способны обеспечить роста семяпочек, а лишь не дают погибнуть апикальному концу завязи с семяпочками от полного истощения и засыхания. Это положение подтверждается рядом фактических данных.

Установлено (Шмаргонь, 1949, и данные настоящей работы), что период покоя у зародыша арахиса наступает после потребления резервного крахмала. Биологический смысл наличия резервного крахмала в семяпочке арахиса надо видеть в обеспечении ее питательным материалом в период затрудненного притока питательных веществ по проводящей системе.

Описанные в этой работе морфологические изменения в зародышевом мешке и семяпочке в период покоя зародыша (и эндосперма, и семяпочки, и всего апикального конца завязи) являются морфологическими признаками голодания. С. Я. Залкинд и И. А. Уткин (1950) и В. Г. Конарев (1954) показали, что при голодании ткани наблюдается ослабление базофилии протоплазмы, ядра и ядрышек, уменьшение размеров последних. Все эти признаки наблюдаются во всех тканях апикального конца завязи арахиса в период ее покоя. Об уменьшении размеров ядер эндосперма в период покоя зародыша арахиса и о значительном их увеличении во время возобновления роста апикального конца завязи после его погружения в почву сообщает также в своей работе Е. Н. Шмаргонь (1946); Смит (Smith, 1956) ничего не говорит об изменении размеров ядер и ядрышек зародыша и эндосперма в период роста завязи на воздухе, но его рисунки показывают, что на первых этапах формирования зародыша и эндосперма происходит уменьшение размеров ядер и ядрышек. Рисунки

зародыша и эндосперма на более позднем этапе их формирования показывают значительное увеличение ядер и ядрышек. Смит сообщает, что иногда клетки зародыша бывают плазмолизированными, а их содержимое представляет собою аморфную, тёмно окрашенную массу без видимых ядер. Такие зародыши бывают окружены нормальным эндоспермом. Смит расценивает все это как абортацию зародышей. При выполнении настоящей работы такие картины тоже встречались очень часто, но только в период роста завязи на воздухе. После погружения завязи в почву ничего подобного никогда не наблюдалось. Поэтому надо считать, что эти картины тоже связаны с голоданием зародыша и что соответствующие им изменения обратимы. Что касается потери зародышем правильной формы, то это, очевидно, является следствием потери его клетками тургора. О потере тургора клетками зародыша в период его покоя сообщает Е. Н. Шмаргонь (1949). В настоящей работе приведены данные, говорящие о потере тургора также ядрами эндосперма. Все эти факты указывают на то, что в период покоя апикального конца завязи к нему затруднен приток влаги.

Шибуя (Shibuja, 1935) показал, что чем длиннее бывает завязь к моменту погружения ее в почву, тем она медленнее растет в почве, менее глубоко проникает и раньше образует боб; чем большее время находилась завязь над землей, тем скорее она начинает формировать боб при погружении в почву. В настоящей работе показано, что при этом зародыш скорее выходит из состояния покоя. Шибуя также установил, что чем медленнее растет завязь в длину, тем больше увеличиваются ее семяпочки. Например, при помещении завязи в прозрачную трубку с водой она росла медленнее, но семяпочки при этом разрастались больше. Факт обратной зависимости между силой роста завязи в длину и силой роста зародыша и эндосперма констатировал также Смит (Smith, 1956). Рид (Reed, 1924) и Шибуя (Shibuja, 1935) установили, что окончание удлинения завязи вызывает увеличение ее семяпочек. Смит (1950), Е. В. Белова (1953) и М. Г. Дерищев (1953), а также данные настоящей работы говорят о возможности образования бобов у арахиса (иногда ненормальных) на поверхности почвы. В настоящей работе сообщается о том, что в таких бобах имеются многоклеточные зародыши при многоядерном эндосперме, не несущие признаков голодания. Такие бобы способны давать всхожие семена. Все эти факты связаны между собой и говорят об одном: по мере развития завязи над землей она приостанавливает рост в длину, через прекратившую активность интеркалярную меристему восстанавливается проводящая система; возобновляется приток питательных веществ к апикальному концу завязи, она выходит из состояния покоя и начинает формировать боб и семена. Это подтверждается и прямыми наблюдениями. Хотя в интеркалярной меристеме активно растущей в длину завязи и сохраняется непрерывность сосудов (Джекобс, 1947), но тяжи сосудов здесь далеко не такие мощные, как в других частях завязи. При микроскопическом анализе завязей, выдержанных на поверхности почвы продолжительное время, обнаруживается более мощный тяж сосудов через область интеркалярной меристемы. В завязях с признаками образования воздушного боба обнаруживаются непрерывные и мощные сосудистые пучки по всей длине завязи.

В воздушных бобах наблюдается замедленный рост семяпочек, эндосперма и зародыша, но причины замедления здесь другого порядка по сравнению с причинами задержки роста в период покоя апикального конца завязи. В данном случае нет признаков голодания тканей боба. Шибуя (1935) показал, что если почти совсем выросший боб, но еще лишь с зачатками семян (при нормальном плодообразовании у арахиса вначале рост плодовых оболочек сильно опережает рост семяпочек) извлечь на

поверхность почвы, то рост плодовых оболочек совершенно прекращается, семяпочки же растут, хотя и медленнее, чем обычно. Это говорит о том, что отсутствие некоторых из необходимых условий плодообразования (темноты и влаги) прежде всего препятствует нормальному развитию оболочки боба, а последнее обстоятельство, уже в свою очередь, мешает нормальному росту семяпочек. Последнее положение подтверждается также часто наблюдающимся разрывом плодовых оболочек у воздушных бобов под давлением более активно растущих семяпочек. Но объяснить замедленный рост семяпочек в воздушных бобах только чисто механическими причинами было бы неправильно. Думается, что здесь действуют более глубокие причины физиологического порядка.

Выводы. В литературе по арахису неоднократно обращалось внимание на наличие периода относительного «покоя» (приостановки роста) зародыша, но состояние зародышевого мешка в этот период точно не было описано, не были выяснены и причины этого покоя.

Для изучения эмбриологии арахиса большое значение имеет правильный выбор методики подготовки и сбора материала. Необходимо применять искусственное погружение в почву завязей, полученных от одного дня цветения, проводить темпоральные фиксации, считая и от момента зацветания и от момента погружения в почву.

При развитии завязи из надземного хазмогамного цветка всегда наблюдается более или менее ярко выраженный (в зависимости от сорта) период покоя зародыша. При развитии завязи из подземного цветка (из клейстогамного или из искусственно погруженного в почву в день цветения хазмогамного цветка) период покоя не имеет места.

Во время покоя зародыша имеет место покой и эндосперма и семяпочки, и всего апикального конца завязи. Во время покоя исчезает резервный крахмал во всех тканях, клетки и ядра ослабляют тургор, протоплазма теряет базофилию, уменьшаются размеры ядер и ядрышек (все это — признаки голодания ткани).

При пребывании завязи на поверхности в течение продолжительного времени она приостанавливает свой рост в длину и ее зародыши выходят из состояния покоя. Иногда (в зависимости от сорта и условий развития) наблюдается образование бобов из завязей, расположенных на поверхности почвы (они при этом формируются ненормально). Из таких бобов можно получить всхожие семена.

Покой апикального конца завязи обусловлен недостаточным притоком в него влаги и питательных веществ, что связано с быстрым ростом завязи в длину. Хотя в активно действующей интеркалярной меристеме и сохраняется непрерывность сосудов, но сосудистые пучки во всей их толщине здесь прерываются. При остановке роста завязи в длину восстанавливается непрерывность сосудистых пучков во всей их толщине.

При образовании бобов на поверхности почвы они растут медленно. Семяпочки и зародыши таких бобов тоже обладают замедленным ростом, но часто опережающим рост плодовых оболочек и вызывающим их разрыв. Ткани семяпочки при этом не несут признаков голодания. Причиной замедленного роста в этих случаях является отсутствие некоторых условий, необходимых для образования боба (темноты и влаги).

ЛИТЕРАТУРА

Белова Е. В. (1953). Биологические особенности цветения и плодообразования арахиса. Диссертация, Ленинград. — Дерищев М. Г. (1953). Биологические особенности плодообразования арахиса. Диссертация, Краснодар. — Дерищев М. Г. (1954). Некоторые вопросы развития и периода покоя предзародыша арахиса. Всесоюзный научно-исследовательский институт масличных культур. Краткий отчет за 1953 г. — Залкинд С. Я. и И. А. Уткин. (1950). Гистологическое

изучение отделенных от семядолей корешков растений. ДАН СССР, 71, 5. — Конарев В. Г. (1954). Влияние недостаточности питания на содержание и характер распределения нуклеиновых кислот в связи с процессами роста и тканевой дифференциации у растений. Тр. Инст. физиолог. растен. АН СССР, 8, 2. — Матюшенко А. И. (1953). Актуальные вопросы экологии арахиса. Диссертация, Воронеж. — Умен Д. П. (1933). Биология цветения арахиса. — Шмаргонь Е. Н. (1946). О частичной стерильности *Arachis hypogaea* L. ДАН СССР, 54, 8. — Шмаргонь Е. М. (1949). Про біологію плодоутворення в арахісу (*Arachis hypogaea* L.). Ботанічн. журн. 6, 3. — Banerji I. (1938). A note on the embryology of the groundnut (*Arachis hypogaea* L.). Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 40. — Burkhart L. and E. R. Collins. (1941). Mineral nutritients in peanut plant growth. Proc Soil. Sci. Soc. Amer., 6. — Jacobs W. P. (1947). The development of the gynophore of the peanut plant, *Arachis hypogaea* L. I. The distribution of mitoses, the region of greatest elongation, and the maintenance of vascular continuity in the intercalary meristem. Amer. Journ. Bot., 34, 7. — Reed E. L. (1924). Anatomy, embryology and ecology of *Arachis hypogaea* L. Bot. Gaz., 78. — Shibuya T. (1935). Morphological and physiological studies on the fructification of peanut (*Arachis hypogaea* L.). Mem. of the Faculty of Sci. and Agricult. Taihoku Imp. Univ., 17, 1. — Smith Ben W. (1950). *Arachis hypogaea*. Aerial flower and subterranean fruit. Amer. Journ. Bot., 37, 10. — Smith Ben W. (1956). *Arachis hypogaea*. Embryogeny and the effect of peg elongation upon embryo and endosperm growth. Amer. Journ. Bot., 43, 3.

[ON THE PERIOD OF DORMANCY IN THE EMBRYO OF *ARACHIS HYPOGAEA* L.

By S. S. Zamotaylov

SUMMARY

The period of relative dormancy (suspension of growth) of the peanut embryo and the state of the embrycsac during this period have been studied experimentally, using the method of heterochronous submergence of the ovaries into the soil. It has been established that during the period of dormancy in the embryo the endosperm, the ovule and the entire apical end of the ovary are in a state of dormancy.

Б. Т. Матиенко

О МОРФОЛОГИИ ХРОМОПЛАСТИД ПЛОДОВ КУЛЬТУРНЫХ ТЫКВЕННЫХ (*CUCURBITACEAE* JUSS.)

С 8 рисунками

(Получено 4 XII 1959)

Морфология хромопластид плодов бахчевых культур (арбузы, дыни, тыквы) представляет значительный интерес для микрокарпологии этих растений, так как пластиды различных категорий, среди которых и хромопласты, являются составной частью протопласта клеток плодов на различных этапах их индивидуального развития.

Вследствие большего значения пластидного аппарата для микрокарпологии тыквенных, в число вопросов, подлежащих исследованию, было включено и изучение хромопластид. Полученные данные и послужили материалом для написания настоящей работы. В ней излагаются сведения по морфологии хромопластид плодов культурных тыквенных с учетом следующих закономерностей: 1) хода дифференциации хромопластов на различных фазах их развития, 2) состояния и распространения хромопластид в клетках плодов и 3) изменений, которые имеют место при хранении плодов на примере видов и сортов родов *Cucurbita* L., *Melo* Adans., *Citrullus* Forsk.

История вопроса изучения хромопластид плодов отдельных видов сем. Тыквенных

Литературные данные относительно морфологии хромопластид плодов тыквенных охватывают период, начиная приблизительно с первой четверти XIX в. до наших дней. Исследования, как правило, связаны всегда с изучением пластид вообще и хромопластов в частности. Бо́льшая часть работ содержит лишь отдельные сведения по морфологии хромопластид плодов тыквенных, которые очень скудны среди многочисленных данных по различным видам других семейств высших растений.

Учитывая характер работ, непосредственно затрагивающих изучение пластид, в том числе и хромопластов, является возможным распределить знакомые нам исследования по следующим категориям: первоначальные исследования пластид, содержащие одновременно и общие сведения о хромопластах плодов тыквенных; исследования по физиологии и химической природе пигментов и стромы хромопластид; работы с практическим уклоном, посвященные каротиноидам и витаминам.

Специальных работ, имеющих своим объектом изучения плоды тыквенных и, в частности, морфологию хромопластид, насколько нам известно, очень мало. Имеются отдельные штрихи морфологии хромопластов тыквенных у Шублера и Франка (Schübler, Franck, 1825), упоминающих о плодах *Cucumis* и *Cucurbita* как имеющих желтую, оранжевую и красную окраску, а также у Трекюля (Trécul, 1858). Говоря о различных образованиях в растительных клетках, Трекюль при рассмотрении строения плода

Cucurbita pepo var. *coloquinella* на поперечном срезе отмечает наличие ткани желтого цвета и присутствие крахмальных зерен в клетках. Правда, основное внимание автора сосредоточено на описании зерен крахмала. К сожалению, рисунки, на которых изображены хромопласты округлой формы и в виде кристаллов, не относятся к этому растению, а изображают хромопласты плодов абрикоса, рябины, спаржи, томата и многих других растений.

В работе Мейера (Meyer, 1883) отмечается наличие желтых и оранжевых трофопластов, наряду с другими растениями, и у *Cucurbita pepo* L.

Сравнительно подробно описывает дифференциацию хромопластов в плодах *Bryonia dioica* Jacq. Фритш (Fritsch, 1884); он рассматривает образование кристаллов хромопластид плода брионии как результат вакуолизации стромы с последующим ее разрывом. При этом кристалл возникает только из окрашенной части стромы, окружающей центральную вакуоль пластиды.

Шимпер (Schimper, 1885), изучая хлорофилловые зерна и гомологичные им образования, останавливается на морфологии и строении хромопластов в цветках тыквенных и в плодах брионии. Согласно Шимперу, красные плоды брионии двудомной содержат в своих эпидермальных и субэпидермальных клетках маленькие светло-красные хромопласты, а в более глубоких слоях паренхимы оранжево-желтые пластиды. Все хромопласты, согласно Шимперу, имеют округлую форму, неясное внутреннее строение. Автор указывает и на возникновение хромопластов из лейкопластов в эпидермисе, а в паренхиме — из крахмалсодержащих хлоропластов.

Хромопласты в той или иной мере изучались или отмечались в органах цветка многих тыквенных рядом исследователей (Sachs, 1865; Schimper, 1883, 1885 у *Cucurbita pepo*; Wisselingh, 1915 у *Cucurbita melanosperma* Al.; Guilliermond, Mangenot, Plantefol, 1933).

Пожалуй, наиболее полно раскрываются все стороны вопроса морфологии хромопластов у ряда видов сем. Тыквенных французским ученым Курше (Courchet, 1888). В работе, посвященной хромопластам, Курше не только весьма удачно обобщает материалы предыдущих авторов, но и сообщает свои данные по морфологии хромопластид, выкристаллизовыванию пигментов и стромы, микрохимическому характеру содержащихся пигментов; большое внимание уделяется им вопросу о происхождении хромопластов из других видов пластид; все данные иллюстрируются хорошими рисунками.

Изложение своих наблюдений Курше проводит в строгом соответствии с установленными в его работе категориями хромопластов в зависимости от состояния пигментов и белковой стромы. Так, например, хромопласты плодов *Momordica balsamita* L. и *Cucurbita pepo* var. jaune orangé относятся к принятой им категории пластид, имеющих хромопласты с выкристаллизованным пигментом и аморфной стромой, а хромопласты плодов *Cucurbita pepo* var. rouge, *Cucumis melo* L., *C. citrullus* L. — к категории пластид, имеющих кристаллы или кристаллоиды, образованные из одного пигмента, который сопровождается или не сопровождается в окончательной фазе развития малым количеством белкового вещества. Все это иллюстрируется рисунками.

Придерживаясь полностью классической точки зрения на происхождение пластид от себе подобных, Курше доказывает и прекрасно иллюстрирует рисунками переход от хлорофилловых зерен к хромопластам на примере *Cucurbita pepo*.

После работы Курше детального морфологического изучения хромопластов плодов тыквенных не проводилось почти до наших дней, если не считать отдельных сведений по хромопластам плодов брионии двудомной

в вышеупомянутом трактате по цитологии Гийермонда, Манжно и Плантефоля. В книге указывается, что в клетках эпикарпа брионии двудомной хромопласты принимают форму веретен, содержащих внутри кристаллические иглы оранжевого пигмента. В этом случае хромопласты, по мнению автора, происходят от лейкопластов округлой формы. Со временем они удлиняются и постепенно переходят в веретеновидные образования. Это имеет место в тот момент, когда образуются кристаллы пигментов.

Конечно, имеется еще целый ряд работ, которые намного обогатили наши знания о хромопластидах плодов тыквенных. В этой связи следует упомянуть работы ряда исследователей об анатомическом строении плодов культурных и диких представителей сем. Тыквенных (Planchon, Collin, 1896; Yasuda, 1903; Barber, 1909; Попова, 1937; Старчевая, 1940; Бойко, 1940; Филов, 1952; Матиенко, 1957а, 1957б; Гольдгаузен, 1957, и др.). Что касается наших исследований, то обе работы 1957 г. в наибольшей мере содержат материалы по хромопластам тыквенных и в особенности по столовому арбузу.

В одной из последних работ (Neubauer, 1958) по хромопластам плодов *Bryonopsis saciniosa* (L.) Naud. с о. Явы говорится о превращении хлоропластов в хромопласты, происходящем даже в клетках механической ткани коры. Отмечена и кристаллизация хромопластид.

Значительное место в изучении пластид и хромопластов плодов тыквенных, уже с морфо-физиологической точки зрения и со стороны выяснения химической природы пигментов, условий кристаллизации и микрохимического распознавания пигментов, принадлежит работам Н. А. Монтеверде и В. Н. Любименко (1909, 1913а, 1913б). В. Н. Любименко (Lubimenko, 1915, 1916), В. Н. Любименко и В. А. Бриллиант (1924), Цехмайстера и Тудзона (Zechmeister, Tuzson, 1930, 1934), Цехмайстера (Zechmeister, 1934), Винтерштайна и Эренберга (Winterstein, Ehrenberg, 1932), Тоблера (Tobler, 1910, 1912), Ледерера (Lederer, 1934), Вогла (Vogele, 1937), П. Каррера (1938), Н. А. Головой и И. Г. Койфмана (1941) и др.

О наличии определенных пигментов в хромопластах плодов арбузов, тыкв, брионии и других тыквенных, на основе данных некоторых более ранних работ, упоминается в книгах И. К. Мурри (1935), Ф. Майера (1940), Б. Г. Савинова (1948), С. И. Лебедева (1953) и др.

Наиболее близко стоят к теме нашей статьи работы Монтеверде и Любименко (1913б) и Любименко и Бриллиант (1924). В первой из них говорится, что результаты исследований плодов арбуза показали наличие пигмента ликопина, подобно тому, что наблюдается у плодов томатов. Кроме того, авторы утверждают, что главную массу красящего вещества у арбуза составляет именно ликопин, кристаллы которого чрезвычайно удобно и легко получить в значительном количестве. Подробно описывается степень растворения ликопина в различных растворителях и указывается на его оптические свойства. Наличие ликопина и каротина в плодах арбузов было подтверждено в вышеупомянутых работах Цехмайстера и Тудзона (1930), Цехмайстера, Каррера, Вогла, Головой и Койфмана.

Монтеверде и Любименко в этой же работе (1913б) исследовали крупные ярко-красные веретенообразные плоды тропического тыквенного *Trichosantes* L. В красной мякоти плода этого растения в области, окружающей семена, обнаружен, наряду с каротином, и типичный ликопин.

В. Н. Любименко и В. А. Бриллиант (1924) сообщают, что им удалось выделить различные модификации ксантофилла и что, кроме того, они выделили из хлоропластов еще один желтый пигмент, который обнаружил свойства промежуточного характера между типичным каротином и ксантофиллом; они назвали выделенный пигмент ксантокаротином. Ксантокаротин встречается в больших количествах в хромопластах недозрелых

плодов у *Cucurbita pepo*, а также как незначительная примесь к каротину и ксантофиллу в хлоропластах тех же плодов.

Красящее вещество в плодах гигантской тыквы, по мнению Цехмайстера и Тудзона (1934), представляет собой смесь малого количества α- и большого количества β-каротина.

В сводной работе Цехмайстера (1934), посвященной каротиноидам, приводятся данные о различных пигментах каротиноидов и их распространении у различных видов тыквенных растений. В числе пигментов, характерных для различных видов тыквенных, указываются каротин, ликопин, ксантофилл, лютеин, виолаксатин и др.

Кроме того, известно, что среди покрытосеменных семейство Тыквенных принадлежит к тем немногочисленным группам растений, у которых полностью отсутствуют антоцианы (Любименко и Бриллиант, 1924; Курсанов и др., 1950, 1958), хотя в отдельных работах и упоминается о наличии антоциана в плодах бриoнии (Kraus, 1949).

О влиянии окружающих факторов на окраску плодов арбузов и момордики говорит в своей статье Вогл (Vogele, 1937). В его работе рассматривается образование ликопина под влиянием температуры, объяснение же причины изменения окраски плодов арбуза он усматривает в энзиматических процессах и в общем балансе условий активного метаболизма клеток.

Более многочисленны работы по физиологии и химической природе пигментов плодов тыквенных; они имеют явное преимущество перед работами морфологического направления как в смысле степени изученности, так и широты охвата пигментов.

Весьма обширна литература по окраске мякоти и поверхности плодов у культурных тыквенных; в некоторых работах дается классификация всей гаммы окраски мякоти и поверхности плодов тыквенных (Букасов, 1925; Пангало, 1929—1930, 1958; Руководство по апробации с.-х. культур. Бахчевые культуры, 1954; Гольдгаузен, 1957, и др.).

Предпринятый нами обзор литературы по морфологии хромопластид плодов тыквенных и содержащимся в них пигментам помог выявить степень изученности этого вопроса и в известной мере подсказал, на что следовало обратить внимание при их изучении.

Мы произвели морфологическое изучение цветных пластид перикарпа (мякоти и коры) плодов этих культур; изучались: 1) онтогенез хромопластид, включая возникновение, развитие и их изменение в процессе созревания плодов арбузов, дынь и тыкв; 2) состояние, величина, форма и аспект хромопластов и их пигментов у зрелых плодов с учетом основных типов и видов окраски мякоти; 3) морфологические изменения хромопластид плодов, находящихся на хранении. Изучение этих моментов имело место в общем комплексе наших работ по анатомии и морфологии плодов тыквенных растений начиная с 1952 г.

Материал и методика исследований

Плоды, служившие в качестве объекта для наших микроскопических исследований, были любезно предоставлены на протяжении ряда лет проф. К. И. Пангало и кандидатом биологических наук М. К. Гольдгаузен (Институт орошаемого земледелия и овощеводства, г. Тирасполь), которые проявили большой интерес к разрешению вопросов морфологии и анатомии плодов бахчевых культур. Всего было исследовано нами 50 различных сортов, относящихся к 14 видам (*Cucurbita pepo* L., *C. maxima* Duch., *C. moschata* Duch., *Melo zard* Pang., *M. chandalak* Pang., *M. cassaba* Pang., *M. ameri* Pang., *M. cantalupa* Pang., *M. adana* Pang., *M. microcarpus* Pang., *M. chinensis* Pang., *M. agrestis* Pang., *Citrullus edulis* Pang., *C. colocynthis* Schrad.) семейства Тыквенных. Большинство изученных видов ныне культивируется. Четыре сорта столового арбуза исследовались студентами В. Сывуник и И. Киструга.

В основном, для изучения хромопластов мы пользовались свежими плодами. зрелыми или находящимися на различных интересующих нас стадиях, а также фикси-

рованными в 70%-м спирте и 10%-м растворе формалина и находившимися несколько месяцев на хранении. Срезы готовились при помощи бритвы и на салазочном микротоме различной толщины. Особенно эффективным оказался прием изготовления препаратов из толстых срезов (1—2 мм) мякоти плодов с применением инфильтрации, что представляло возможность наблюдать целые, нетронутые клетки с нормальной конфигурацией протопласта (Матиенко, 1959).

Мы пользовались микроскопами МБИ-1 и МБС-1 и рисовальным аппаратом РА-4; в нужных случаях применялась фазоконтрастная установка. Микротехника была обыкновенной. Для распознавания каротиноидов применяли концентрированную серную кислоту.

Возникновение и развитие хромопластид

О смене хлоропластов и лейкопластов хромопластами легко судить по изменению окраски мезокарпа, а также цвета поверхности плодов, так как бесцветная или зеленая ткань становится розовой или слегка желтеет.

Наблюдения показали, на примере сортов столового арбуза (Си-гув, Байрачский и др.), что в протоплазме клеток мякоти незрелых плодов присутствуют лейкопласты (рис. 1, *В*); они имеют округлую форму и распо-

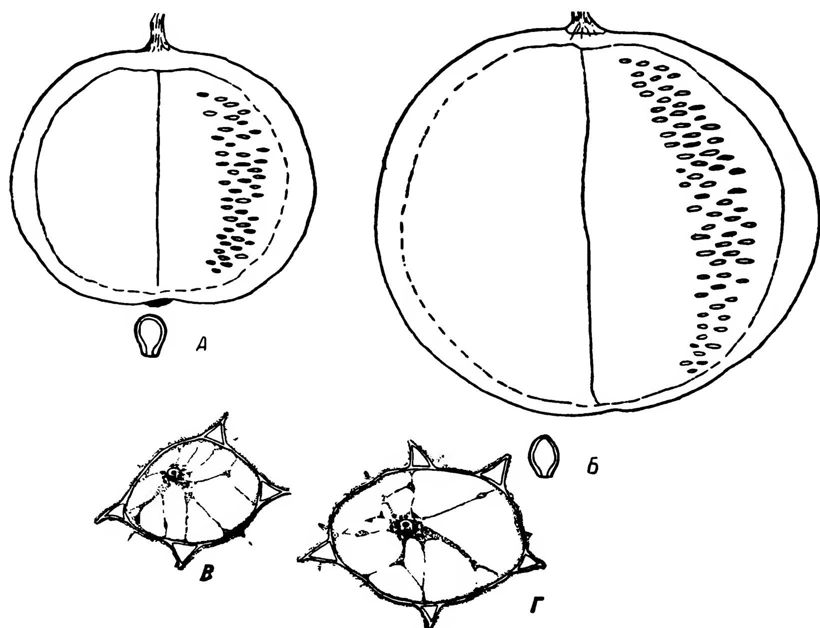


Рис. 1.

А и *Б* — схемы продольного среза двух плодов столового арбуза сорта Байрачский; *В* — клетка мякоти, содержащая в протоплазме, наряду с лейкопластами, и отдельные хромопласты; цвет мякоти в это время бледно-розовый; *Г* — клетка мякоти, содержащая хромопласты с аморфным пигментом и отдельные кристаллы; цвет мякоти розовый.

ложены большей частью в центральном участке цитоплазмы вокруг клеточного ядра. Цвет мякоти в это время светло-желтый.

Позже, с развитием плодов, начинается слабое порозовение мякоти, первые очаги которого наблюдаются в участках ткани вокруг семян. Надо полагать, как это вытекает из работы Ю. В. Ракитина (1945), что импульс, обусловливающий начало созревания перикарпа плодов, индуцируется семенами, зародышем. Лишь после достижения семенами физиологической зрелости созревание распространяется и на другие клетки мякоти. Одним из признаков начала созревания и является покраснение, а следовательно и появление среди клеточных структур хромопластов.

С появлением слабого порозовения мякоти плодов микроскопически может быть обнаружено пожелтение некоторых лейкопластов и затем появление розовых телец — хромопластов за счет лейкопластов (рис. 1, *Г*). Интересно, что постепенность в переходе от лейкопластов к хромопластам регистрирует наличие желтого цвета, т. е. образование в строме лейкопластов первоначально желтого пигмента, и лишь некоторое время спустя розовых или оранжевых пигментов. Это напоминает процесс перехода от лейкопластов к хромопластам у плодов томатов (Millardet, 1876).

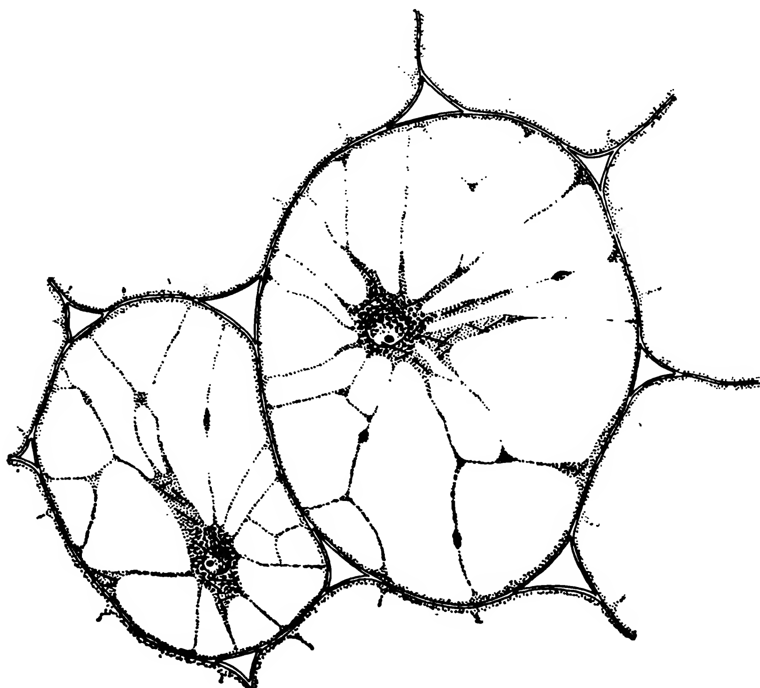


Рис. 2. Группа клеток мякоти зрелого плода столового арбуза сорта Калифорнийский. В протоплазме видны хромопласты.

Сперва часть лейкопластов, а затем постепенно и все остальные становятся хромопластами путем образования в строме пигментов — каротиноидов. На первых этапах формирования хромопластов они не отличаются от лейкопластов по форме, величине и расположению вокруг клеточного ядра. Однако при дальнейшем развитии пластидного аппарата клеток мякоти плодов столового арбуза наблюдается кристаллизация пигментов и заметное превышение количества кристаллов хромопластов над начальным числом лейкопластов. Это положение стояло под вопросом в предыдущей нашей работе (Матиенко, 1957б). Сейчас мы можем дать следующий на него ответ. Известно, например, что в результате выкристаллизования пигментов хромопластов у паслена сладко-горького появляется только один кристалл в каждой хромопластиде, тогда как у томатов — несколько кристаллов (Guilliermond, Mangenot, Plantefol, 1933). Очевидно, хромопласты мякоти плодов столового арбуза, подобно томатам, тоже дают начало нескольким кристаллам в одной хромопластиде, отчего и получается численное превышение кристаллов над первоначальным количеством лейкопластов в клетках мякоти.

По мере созревания плодов столового арбуза усиливается розовая окраска, а в клетках, под микроскопом, наблюдается полное отсутствие лейкопластов и определенное изменение хромопластов. Изменения заключаются в том, что пигменты хромопластов (ликопин), выкристаллизовываясь, придают пластидам форму призм различных размеров, а также игловидных и веретеновидных образований. По своим размерам игловидные кристаллы часто превышают диаметр ядра клетки (рис. 2).

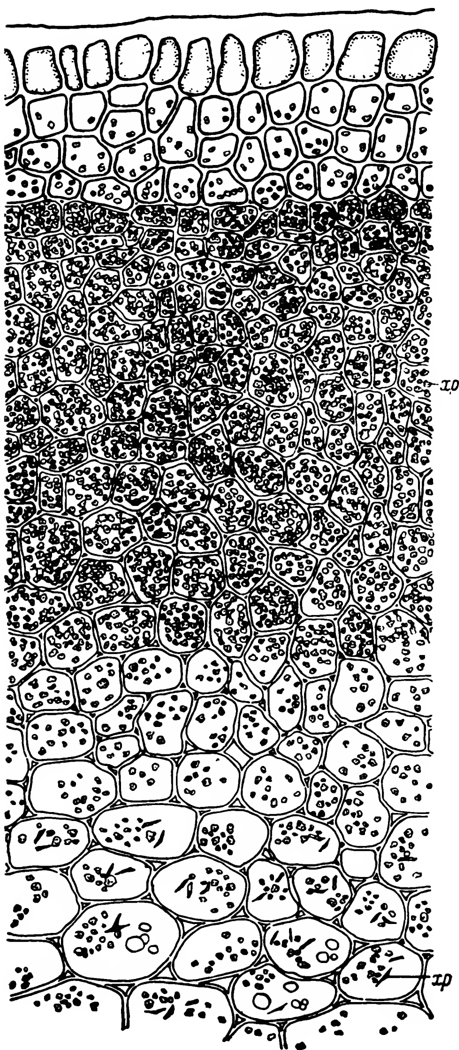


Рис. 3. Участок поперечного среза зрелого плода (нижняя часть) тюрбанной тыквы.

хр — хромопласты.

Как мы уже отмечали, порозовение мякоти плодов у столовых арбузов распространяется от места расположения семян по направлению к центру плода, а также в сторону периферии. Это явление также объясняется состоянием аппарата хромопластов в клетках мякоти плода. Если клетки, находящиеся вблизи семян, имеют хромопласты в виде округлых телец и кристаллов, то в это же самое время клетки, расположенные ближе к центру плода, содержат меньше кристаллов или совсем их не имеют. Пластиды этих клеток представлены хромопластами с аморфным пигментом. Чем дальше от семян расположены клетки, тем менее продвинута образуемая ими ткань в возрастном отношении, что доказывается, в частности, состоянием хромопластид, не достигших еще этапа кристаллизации пигментов. Следовательно, ткани мякоти, находящиеся в области расположения семян, претерпевают больше изменений, чем более отдаленные клетки, что подтверждается и состоянием хромопластов. При одном и том же возрасте плода наблюдается разнокачественность тканей в различных зонах его перикарпа. Об этом говорит также и тот факт, что при длительном хранении плодов мякоть раньше ослизняется и разрушается возле семян, по сравнению с центральной и периферической частью плода.

В клетках окрашенного мезокарпа зрелых плодов арбузов хромопласты представлены различными образованиями, от округлых красных телец до кристаллов различной формы. При этом надо добавить, что степень кристаллизации пигментов хромопластид у красномякотных плодов тем больше, чем дальше продвинута клетка в возрастном отношении. Иногда из-за большого количества кристаллов нельзя бывает увидеть сферические хромопласты и даже ядро клетки, которое прикрыто кристаллами. Характерно, что ядрышко клеточного ядра, как мы часто замечали, почти никогда не прикрывается хромопластами. Кристаллы встречаются не только

в центральном участке протоплазмы клеток, но и в постенном слое ее, а также в тяжах, соединяющих центральный и постенный участки цитоплазмы. Часто можно видеть довольно длинный кристалл, расположенный в таком тяже протоплазмы, который по толщине почти равен толщине кристалла (рис. 2). Редко кристаллы пигментов выпадают в клеточном соке, что трудно поддается наблюдению, поскольку остается невыясненным, не произошла ли деформация протопласта в процессе приготовления среза и окончательной подготовки препарата. Можно допустить, как это ука-

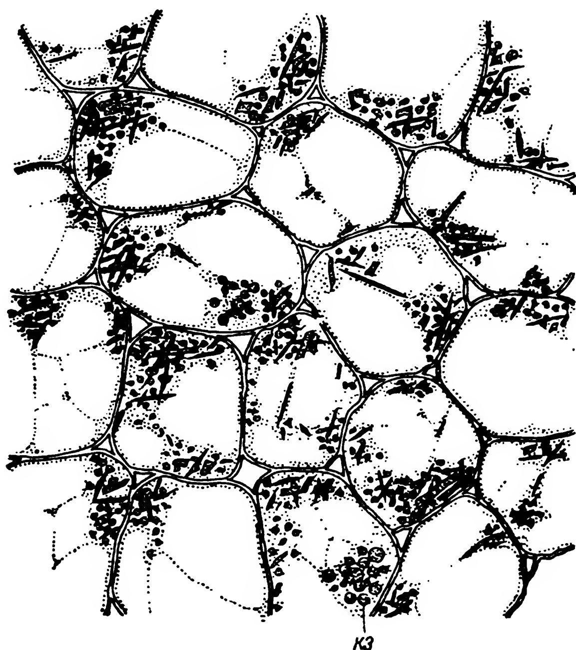


Рис. 4. Участок поперечного среза средней части зрелого плода мускатной тыквы сорта Витаминная. В протоплазме видны хромопласты и крахмальные зерна (*кз*).

зывалось и в других наших работах, что острые кристаллы проникают из протоплазмы в клеточный сок вакуолей.

Таким образом, процесс формирования хромопластов клеток плодов арбузов следует изучать и рассматривать в тесной связи с общим обменом веществ и со структурными процессами клетки и составляющих тканей, что очень хорошо показано для других растений в работах В. Г. Александрова (1945), Ключаревой (1950), М. И. Савченко, Г. А. Комар и Г. Н. Белякова (1959), М. И. Савченко и Г. А. Комар (1959), и др.

У тыкв клетки мякоти плодов содержат, наряду с лейкопластами, и отдельные хлорофилловые зерна, которые, как правило, находятся в большом количестве ближе к периферии перикарпа. Многое в расположении пластид тыкв напоминает то, что было описано для столового арбуза. Так, лейкопластиды, а затем и хромопласты сгруппированы вокруг клеточного ядра. Вначале хромопласты имеют сферическую форму и только позже, благодаря кристаллизации пигмента, принимают вид призм, веретен и т. п. (рис. 3, 4, 5). Правда, если у арбуза образование кристаллов идет очень быстро, с широким охватом всех хромопластов клетки, то у тыквы этот процесс менее интенсивен, а форма кристаллов оказывается даже более разнообразной, чем у арбузов: они могут иметь вид табличек,

треугольников, лент, иногда они эллипсоидальные. У арбузов же преобладают игловидные и веретеновидные формы кристаллов. Курше описывает очень интересные явления образования хромопластид с последующей кристаллизацией у тыквы *C. pepo* var. jaune orangé. Согласно автору, с самого начала этого явления вокруг хлоропласта образуется желтозолотистое кольцо, тогда как центр зеленой пластиды остается без изменения. Затем происходит сужение и утоньшение в каком-либо месте желтозолотистого кольца с последующим разрывом и выпрямлением этого кольца в виде продолговатого веретена, снабженного сбоку белковой массой стромы. В плодах брионии Фритшем (Fritsch, 1884) также был отмечен подобный путь образования кристаллов. Нам приходилось наблюдать интересные формы хромопластов, подобные описанным и изображенным в работе Курше, когда после выпрямления кольца получаются кристаллы серповидной формы.

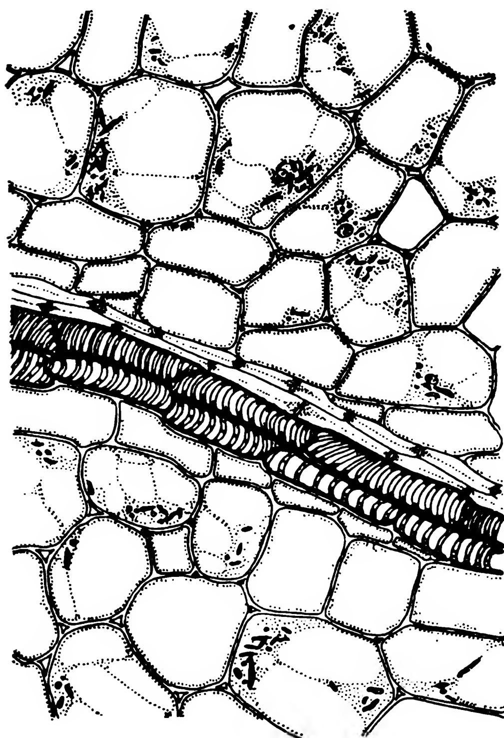


Рис. 5. Участок поперечного среза средней части зрелого плода кабачков сорта Одесские-52. В протоплазме видны хромопласты.

Коснемся отдельных фактов образования хромопластид в субэпидермальном слое плодов арбузов, дынь и тыкв. Известно, что рисунок плодов тыквенных и общий фон окраски плода обусловливаются различным распределением пластид в клетках субэпидермального слоя. У незрелых плодов большинства сортов арбузов, тыкв и дынь клетки субэпидермального слоя заполнены хлорофилловыми зернами, сообщающими плодам зеленую окраску разной интенсивности и определяющими рисунок в виде полос, пятен, мазков и т. д. С наступлением более поздних стадий зеленые пластиды или заменяются хромопластами, содержащими пигменты из группы каротиноидов, или же остаются дольше, как это бывает у большинства сортов арбузов. Так, например, у арбуза сорта Желтокорый плод при созревании становится желтым, благодаря образованию хромопластов в субэпидермальном слое (рис. 6); известны плоды арбузов с желтыми полосами (Barham, 1956), а также сорта с желтой мякотью и желтой окраской поверхности плода.

При просматривании определенного количества срезов перикарпа плодов бахчевых культур всегда приходилось видеть в наружной области перикарпа плодов присутствие хромопластов большей частью с аморфным пигментом.

Хромопласты в зрелых плодах

В зрелых плодах арбузов, тыкв и дынь состояние хромопластид имеет много общего, но одновременно некоторые особенности, отличающие виды между собой и даже сорта одного и того же вида. Отличия заклю-

чаются в том, что окраска поверхности плодов и мякоти довольно разнообразна, не говоря уже о различных частных типах одной и той же общей окраски у видов и сортов бахчевых культур. Поэтому надо было ожидать встретить и микроморфологические различия в отношении состояния, величины и характера пигментной системы хромопластид.

Хромопласты у арбузов, как уже говорилось, представлены в клетках зрелых плодов округлыми тельцами с аморфным пигментом и кри-

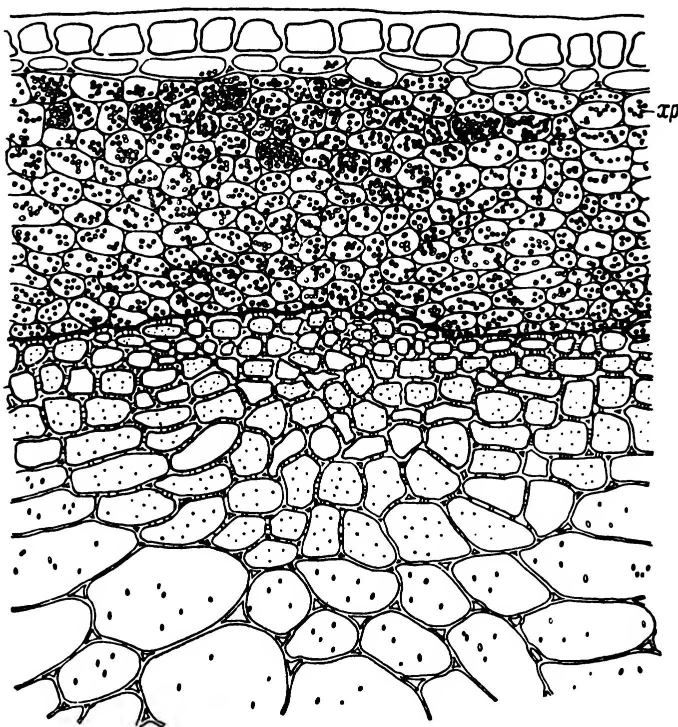


Рис. 6. Участок поперечного среза наружной области зрелого плода столового арбуза сорта Желтокорый.
хр — хромопласты.

сталлами ликопина игольчатой и веретеновидной формы. Соотношение между хромопластами с аморфным пигментом и кристаллами несколько меняется в пределах различных тонов у красномякотных арбузов. Чем интенсивнее красный цвет мякоти, тем более велико количество кристаллов ликопина по сравнению с хромопластами, имеющими аморфный пигмент. Интенсивность окраски мякоти зависит не только от большого числа кристаллов, но и от общей массы пигментной системы. Так, у некоторых сортов кристаллы могут быть малочисленными, но бóльшими по величине и, наоборот, по количеству многочисленными, но довольно малых размеров. В зависимости от этого изменяется и интенсивность тона цвета мякоти. Конечно, это явление очень трудно зафиксировать. Для этого требуется дальнейшее изучение мякоти. Поэтому первоначальные наши выводы охватывают только различия по морфологии хромопластид плодов арбузов с различным цветом мякоти и касаются особенностей отдельных тонов красномякотных сортов.

Нами были подобраны арбузы с бесцветной мякотью (сорт Колоцинт с тыквенными семенами), с лимонной или светло-лимонной мякотью

(сорт Местный 1162), с абрикосовой мякотью (сорт Хуа Тяо-ли) и несколько красномякотных сортов.

Бесцветная или белая мякоть арбуза Колоцинт, по данным работы студентки В. Сывуник, содержит в своих клетках лейкопласты округлой формы, расположенные вокруг ядра. Такое же расположение лейкопластов мы наблюдали и у незрелых плодов.

Светло-лимонная мякоть плодов арбуза сорта Местный 1162 имеет свои особенности, не обнаруженные у других сортов. При разрезе плода можно заметить различие в интенсивности лимонной окраски в отдельных участках мякоти. Если вблизи семян мякоть имеет лимонный цвет, то в центре плода, в районе брюшных пучков, интенсивность окраски падает. Эта закономерность, как уже говорилось, определяется у всех типов окраски мякоти различной физиологической дифференциацией и разнокачественностью мякоти и их клеток. Хромопласты округлой формы, лимонного цвета. Они сгруппированы главным образом вокруг клеточного ядра; несколько меньшее количество их находится в тяжах протоплазмы. Кроме хромопластов с аморфным пигментом, число которых доминирует во всех клетках мякоти, в плодах сорта Местный 1162 встречаются еще мелкие кристаллы, замеченные только в клетках мякоти по соседству с семенами; кристаллы имеются как возле ядра, так и в отдельных участках цитоплазмы. Таким образом, лимонный цвет мякоти плодов этого сорта обусловливается в основном хромопластами с аморфным пигментом и в незначительной степени редкими кристаллами того же цвета.

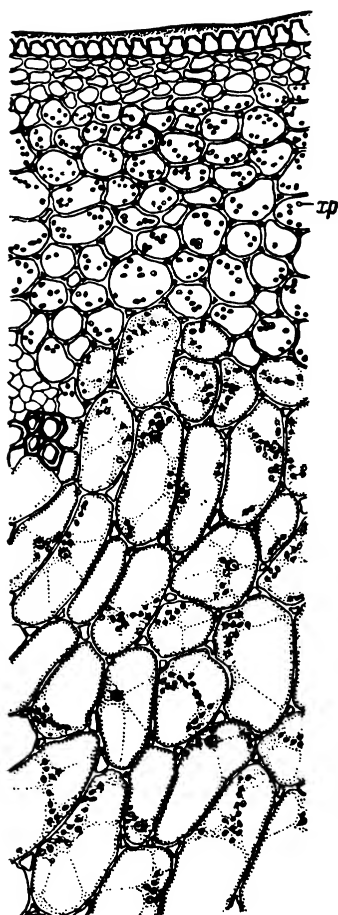
Абрикосовый цвет мякоти плодов столового арбуза сорта Хуа Тяо-ли обусловлен присутствием хромопластов двух видов — это пластиды с аморфным пигментом и кристаллы. Пластиды и, следовательно, пигменты имели различную окраску. Округлые хромопласты с аморфным пигментом были лимонного цвета, в то время как призматические кристаллы имели абрикосовый цвет. Кристаллов в клетках у этого сорта было больше в мякоти, расположенной возле семян, и меньше подле брюшных пучков в центральной части плода.

Наличие в одно и то же время хромопластов с неодинаковым состоянием пигментной системы, обусловливающих лимонный цвет аморфных хромопластов и абрикосовый цвет кристаллов, является, несомненно, результатом индивидуальной дифференциации пластид в одной и той же клетке и следствием разновременного образования хромопластид из лейкопластов. Таким образом, абрикосовая окраска мякоти плодов арбузов сорта Хуа Тяо-ли обусловлена пигментами двух цветов — лимонного и абрикосового.

Плоды арбузов с красной мякотью содержат очень много кристаллов ликопина, которые легко отличить по их форме, они имеют вид тонких, удлиненных игловидных и веретеновидных образований. Мы еще не располагаем данными для установления четких различий между сортами в отношении зависимости спектрального тона и интенсивности окраски от количества хромопластов с аморфным пигментом и количества хромопластов с пигментом в виде кристаллов. Надлежит выявить соотношение между теми и другими хромопластами. Кроме того, нет надежных показателей, руководствуясь которыми, можно было бы определять состояние хромопластов при розовой, малиновой, красной, карминной, шарлаховой окраске мякоти.

У тыкв клетки мезокарпа содержат в хромопластах пигмент каротин (Савинов, 1948), который встречается в различных количествах в зависимости от вида и даже сорта.

Краткое описание состояния хромопластов у тыкв мы даем на основе изучения сортов: Витаминная (*Cucurbita moschata*), Медовая (*Cucurbita maxima*) и кабачков Одесские-52 (*C. pepo* var. *giraumontia* Duch.).



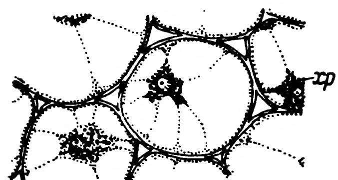
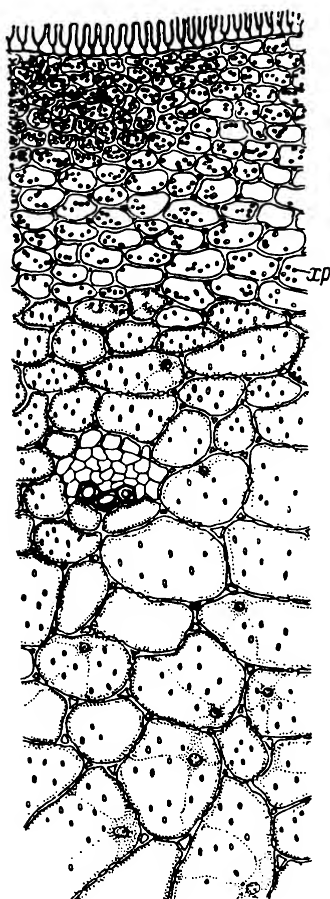


Рис. 7. Участок поперечного среза средней части зрелого плода дынь сорта Прескотт.

А — наружная область плода; *Б* — клетки мякоти; *хр* — хромопласты.



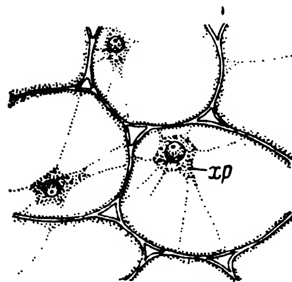


Рис. 8. Участок поперечного среза средней части зрелого плода дыни *Melo microcarpus* Pang.

А — наружная область плода; *Б* — клетки мякоти; *хр* — хромопласты.

У зрелых плодов мускатной тыквы сорта Витаминная с красновато-грязнооранжевой мякотью содержится большой процент каротина (16—104 мг%, — см.: Руководство по апробации с.-х. культур, 1954; Кревченко, 1957), почему этот сорт и был нами взят для изучения микроморфологии хромопластов, тем более, что высококаротинные сорта ценны для селекционной работы. В клетках мякоти плода встречаются хромопласты с аморфным пигментом и кристаллы (рис. 4). Они сосредоточены вокруг ядра, подобно тому как мы наблюдали это у арбузов. Однако хромопласты более равномерно распределены в различных участках протоплазмы клетки, и кристаллы здесь несколько другой формы, чем в клетках плодов арбузов, — они толще и короче. Если у арбуза в клетках плодов преобладали игольчатые и веретеновидные кристаллы, то у этого сорта тыквы большинство кристаллов имеет форму коротких призм, прямоугольных или треугольных пластинок. Количество кристаллов в клетках увеличивается сначала более заметно, а потом менее ощутимо, от периферии перикарпа к внутренним слоям. Соответственно этому интенсивность красновато-грязнооранжевой окраски возрастает по направлению к центру плода.

В клетках мякоти зрелого плода тыквы сорта Витаминная мы обнаружили присутствие крахмальных зерен, в особенности в клетках, находящихся вблизи проводящих пучков.

Интересны по своему строению кристаллы, загнутые полукругом или соединяющиеся с образованием замкнутого круга. При более детальном рассмотрении оба конца кристалла продолжаются в виде тончайших удлинений, которые соединяются между собой, составляя круг. В центре пространства, занятого этими образованиями, заметна зернистая, почти бесцветная масса. Такая форма хромопластов не наблюдалась нами у других сортов и видов, и только знакомясь с работами Курше, а также Фритш, мы нашли указания на подобные формы хромопластов. Курше говорит о них как о переходных пластидах от хлоропластов к хромопластам.

Что касается клеток мякоти плодов кабачков, то их хромопласты имеют сходство с вышеописанными сортами, отличаясь от них более светлой окраской (рис. 5).

У дынь в клетках мезокарпа хромопласты также сосредоточены вокруг ядра, подобно тому, как это наблюдается у арбузов и тыкв. У многих видов дынь (в их числе сорта Прескотт, Асан-бей и др.) наряду с хромопластами с аморфным пигментом имеются и кристаллы в виде игл и веретен (рис. 7). Это наблюдается преимущественно у культурных дынь. С другой стороны, в плодах сорно-полевых и декоративных видов дынь (*Melo agrestis*, *M. microcarpus*, — рис. 8) кристаллов меньше. В сравнении с плодами арбузов и тыкв кристаллизация пигментной системы у дынь выражена слабее.

Таким образом, пластидный аппарат зрелых плодов арбузов, дынь и тыкв представлен хромопластами в виде округлых телец с аморфным пигментом и в виде кристаллов. Состояние пластидома сближает их и в то же время дает основания к распределению этих трех родов семейства Тыквенных по различным местам филогенетической лестницы.

О морфологических изменениях хромопластид плодов, находившихся на хранении

Параллельно с изучением возникновения и развития хромопластов в незрелых плодах бахчевых культур и параллельно с анализом состояния их в зрелых плодах мы выделили часть плодов для хранения в течение определенного периода с тем, чтобы понаблюдать микроморфологические изменения формы и расположение хромопластов, их величину и перемещения внутри клетки, вызванные лежкой. Было отмечено, что плоды

при хранении заметно уменьшаются в размерах, поверхность их сморщивается. Кутикула, занимавшая при первоначальном объеме плода определенную площадь на его поверхности, с уменьшением последнего растрескивается и при малейшем прикосновении шелушиться. В толще мезокарпа наблюдается высыхание многих участков паренхимной ткани. По стенкам маленьких полостей, которые образуются в результате отхождения клеток и образованием при этом межклеточных пространств, возникает опробковение участков тканей мякоти. Это явление становится заметным по мере потери воды мякотью.

У тыкв цвет мякоти очень мало изменяется на протяжении многих месяцев лежки плодов; изменение цвета мякоти с трудом поддается наблюдению в плодах арбуза, срок хранения которых очень ограничен (Ключарева, 1950; то же для томатов). Внутри клеток мякоти хромопласты не претерпевают заметных изменений ни в отношении их количества, ни в отношении их структуры, но все же отдельные изменения в структуре и величине хромопластов нами отмечены. Так, у арбуза сорта Си-гуз, плоды которого исследовались в конце октября после пребывания в лежке около месяца, отдельные хромопласты были деформированы в какой-либо части их стромы, как бы съедены. Вследствие этого они имели несколько иную форму, переходя от правильнопризматических очертаний к неправильнопризматическим.

У тыквы сорта Витаминная, плоды которой находились на хранении в течение более 6 месяцев, масса пигментов в округлых тельцах или кристаллах хромопластов приобрела выраженное губчатое строение. Поэтому мы пришли к выводу, что изменения в структуре мякоти, приводящие к уменьшению массы хромопластов и ее разрыхлению в отдельных участках с последующим образованием губчатого строения, происходят, надо полагать, в результате израсходования определенной части массы пластиды на процессы диссимиляции клеток плодов. Можно думать, что деформация пластид происходит в результате потери воды по мере ее испарения в процессе лежки плодов, о чем говорит уже сам факт уменьшения объема плодов, очевидный без специального исследования. Итак, морфология хромопластов клеток мякоти плодов, находящихся на хранении, меняется в отношении величины и структуры хромопластов.

Выводы

1. Морфология хромопластид плодов бахчевых культур свидетельствует о большом сходстве в микрокарпологическом отношении у родов *Cucurbita*, *Melo* и *Citrullus* семейства Тыквенных.

2. Хромопласты в плодах арбузов, дынь и тыкв образуются как из лейкопластов, так и из хлоропластов.

3. В плодах арбузов и у других изученных плодов наблюдаются различия в физиологической дифференциации в различных частях плода и его мякоти; имеют место и индивидуальные отличия хромопластид в одной и той же клетке. Первые хромопласты, а следовательно и отличия в окраске мякоти плода, наблюдаются в клетках, расположенных возле семян. Затем эти хромопласты распространяются и на другие части плода.

4. Образование и дальнейшее развитие хромопластид плодов протекает в тесной связи с развитием остальных клеточных структур и метаболизмом клетки. Так, хромопласты на всех стадиях развития сосредоточены большей частью вокруг клеточного ядра и испытывают в это время на себе влияние не только ядра и остальных органоидов клетки, но и клеточных включений.

5. В зрелых плодах арбузов, дынь и тыкв хромопласты встречаются в виде округлых телец и в виде кристаллов различной формы — игловидных, веретеновидных, призматических и т. д.

6. Специальное изучение мякоти у арбузов различной окраски показало, что белая мякоть содержит в протоплазме клеток лейкопласты; лимонная мякоть — шаровидные светло-лимонного цвета хромопласты с аморфным пигментом и отдельные кристаллы того же цвета; абрикосовая мякоть — шаровидные хромопласты лимонного цвета и кристаллы абрикосовой окраски; интенсивно малиновая мякоть и различные другие мякоти красных тонов содержат очень много кристаллов и несколько меньшее количество шаровидных хромопластов.

7. Образование и присутствие хромопластов в плодах арбузов, дынь и тыкв мы рассматриваем как новый признак (новообразование) по сравнению с пластидным аппаратом завязи цветка, в которой пластидом представлен лейкопластами и хлоропластами.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1945). К биологии клеточного ядра растительных организмов. Об образовании межклеточных пространств в коре и сердцевине рододендрона. Сов бот., XIII, 5. — Арасимович В. В. (1957). Эволюционная биохимическая изменчивость *Cucurbitaceae*. Изв. Молд. фил. АН СССР, 6(39). — Бойко Я. И. (1940). К вопросу об анатомическом строении плодов арбуза. Научн. зап. Днепропетр. гос. унив., XXI, 1. — Букасов С. М. (1925). Материалы к изучению возделываемых тыквенных (*Cucurbitaceae*), в особенности тыквы. Зап. Лен. с.-х. инст., II. — Голова Н. А. и И. Г. Койфман. (1941). Бахчевые культуры Юго-востока. — Гольдгаузен К. М. (1957). Материалы по морфологии плода рода *Citrullus* Schrad. Тр. по прикладн. ботан., генет. и селекц., XXI, 2. — Каррер П. (1938). Курс органической химии. Каротиноидные красящие вещества. Кн. II, под ред. В. М. Радионова. — Ключарева М. В. (1950). О цветных пластидах томатов. Агробиолог., 3. — Кревченко Л. Е. (1957). Новые сорта арбузов и тыквы. Сад и огород, 6. — Курсанов Л. И. и др. (1950, 1958). Ботаника. I. Анатомия и морфология. — Лебедев С. И. (1953). Физиологическая роль каротина в растении. — Любименко В. Н. (1916). О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения. Зап. имп. Акад. наук по Физ.-мат. отделению, XXIII, 2. — Любименко В. Н. и В. А. Бриллиант. (1924). Окраска растений. Растительные пигменты. — Майер Ф. (1940). Естественные органические красящие вещества. — Матиенко Б. Т. (1957а). Об анатомо-морфологической природе цветка и плода тыквенных. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 4. — Матиенко Б. Т. (1957б). О хромопластах клеток плодов столового арбуза. Конференц. молодых ученых Тираспольск. пед. инст., Биолого-химич. отделен., октябрь, 1957 г. — Матиенко Б. Т. (1959). Применение инфильтрации при микроскопическом изучении клеток мякоти сочных плодов. Бот. журн. 44, 1. — Монтеверде Н. А., В. Н. Любименко. (1909). О зеленом пигменте внутренней оболочки семян некоторых *Cucurbitaceae* и его отношении к хлорофиллу. Изв. СПб. бот. сада, 9, 2—3. — Монтеверде Н. А. и В. Н. Любименко. (1913а). Исследования над образованием хлорофилла у растений. III. О применении спектроколориметрического метода количественного анализа при изучении вопроса о накоплении хлорофилла, ксантофилла и каротина в растении. Изв. имп. Акад. наук, IV сер., VII, 17. — Монтеверде Н. А. и В. Н. Любименко. (1913б). Исследования над образованием хлорофилла у растений. IV. О родоксантине и ликопине. Изв. имп. Акад. наук, VI сер., VII, 18. — Мурри И. К. (1935). Химический метод определения каротина. Тр. по прикладн. ботан., генет. и селекц., сер. III, 11. — Пангало К. И. (1929—1930). Арбузы северного полушария. Тр. по прикладн. ботан., генет. и селекц., XXIII, 3. — Пангало К. И. (1958). Дыни. — Попова З. Н. (1937). Сравнительно-анатомические исследования строения коры и мякоти различных сортов арбузов. Уч. зап. Саратовск. гос. унив., I (XIV), биолог. сер. — Ракитин Ю. В. (1945). О взаимосвязях семян и перикарпия в процессе роста и созревания плодов. ДАН СССР, 47, 8. — Савинов Б. Г. (1948). Каротин (провитамин А) и получение его препаратов. — Савченко М. И., Г. А. Комар и Г. Н. Белякова. (1959). О связи процесса дегенерации ядра растительной клетки с образованием в ней кристаллов оксалата кальция. «Рост растений». Материалы совещания по физиологии и экологии роста растений при Львовском гос. университете им. Ив. Франко, Львов 2—10 июня 1958 г. — Старчевая К. П. (1940). К анатомической характеристике арбузов. Научн. зап. Днепропетровск. гос. унив., XVIII, III. — Филов А. И. (1952). Строение плодов бахчевых (тыквенных) культур в связи с их агробиологическими свойствами. Сб. научн. работ по бахчев. культурам. — Barber K. (1909). Comparative histology of fruits and seeds of certain species of *Cucurbitaceae*. Bot. Gaz., 47. — Barham W. S. (1956). A study of the Royal Golden watermelon with emphasis on the inheritance of the chlorotic condition characteristic of this variety. Proc.

Amer. Soc. Hortic. Sci., 67. Jthaca. — C o u r c h e t L. (1888). Recherches sur les chromoleucites. Ann. Sc. Nat. Bot., 7 sér., 7. — F r i t s c h P. (1884) Ueber farbige körnige Stoffe des Zellinhalts. Jahrb. f. wissensch. Botanik, XIV. — G u i l l i e r m o n d A., G. M a n g e n o t, L. P l a n t e f o l. (1933). Traité de cytologie végétale. Paris. — K r a u s Gert. (1949). Morphologisch-anatomische Untersuchung der entwicklungsbedingten Veränderungen an Achse, Blatt und Fruchtknoten bei einigen Beeren-früchten. Osterreich. Bot. Zeit., 96, 3—4. — L e d e r e r E. (1934). Les caroténoides des Plantes, I. Paris. — L u b i m e n k o W. (1915). Nouvelles recherches sur les pigments des chromoleucites. Com. Ren. Acad. Sci., Paris, t. 160. — M e y e r A. (1883). Ueber Krystalloide der Trophoplasten und ueber die Ohromoplasten der Angiospermen. Bot. Zeit., XLI, 30, 31. — M i l l a r d e t A. (1876). Note sur une substance colorante nouvelle (solanorubine) décuverte dans la tomate. Nancy. — N e u b a u e r H. F. (1958). Rot verfärbte Chloroplasten in einer Cucurbitaceen-Frucht. Protoplasma, XLIX, 2. — P l a n c h o n C., E. C o l l i n. (1896). Les drogues simples d'origine végétale, 2. Paris. — S a c h s J. (1865). Wirkung des Lichts auf die Blüthenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. Bot. Zeit., XXIII, 15, 16, 17. — S c h i m p e r A. F. W. (1883). Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Zeitung, 9, 10. — S c h i m p e r A. F. W. (1885). Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wissensch. Botanik, 16. — S c h ü b l e r G., C. A. F r a n c k. (1825). Untersuchungen über die Farben der Blüthen und einige damit in beziehungstehende Gegenstände. Tübingen. — T o b l e r G. F. (1910, 1912). Ueber Vorgang der Carotinbildung bei der Fruchtreife. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., XXVIII, 1910; XXX, 1912. — T r é c u l A. (1858). Des formations vésiculaires dans les cellules végétales. Ann. d. Sc. Nat., Bot., 4 sér., X. — V o g e l e A. C. (1937). Effect of environmental factors upon the color of the tomato and the watermelon. Plant. physiol., 12, 4. — W i n t e r s t e i n A. u. E h r e n b e r g. (1932). Ueber die Verbreitung und Natur der Carotinoid in Beeren. Z. physiol. Ch., 207. — W i s s e l i n g h C. von. (1915). Ueber die Nachweisung und das Vorkommen von Carotinoiden in der Pflanze. Flora Allg. Bot. Zeit., 7. — Y a s u d a A. (1903). On the comparative Anatomy of the *Cucurbitaceae* wild an cultivated in Japan. Journ. Coll. Imp. Univ. Tokyo, XVIII, IV. — Z e c h m e i s t e r L. (1934). Carotinoide. Berlin. — Z e c h m e i s t e r L., P. T u z s o n. (1930). Der Farbstoff der Wasser-Melone. Ber. d. Deutsch. Chem. Ges., 10. — Z e c h m e i s t e r L., P. T u z s o n. (1934). Das Pigment des *Cucurbita* maxima Duch. (Reissen Kürbis). Ber. d. Deutsch. Chem. Ges., Jahr. 67, 4. — Z e c h m e i s t e r L., Beres U j e b y i. (1935). Zur Pigmentierung der reifenden Kürbisblüte (*Cucurbita pepo*). Ber. d. Deutsch. Chem. Ges., 7.

Тираспольский государственный
педагогический институт.

ON THE MORPHOLOGY OF THE FRUIT CHROMOPLASTIDS IN THE CULTIVATED *CUCURBITACEAE* JUSS.

By B. T. Matiyenko

SUMMARY

A striking similarity of microscopic structures between the genera *Cucurbita*, *Melo* and *Citrullus* has been observed in the course of the author's studies of the chromoplastids in the fruits of the cultivated *Cucurbitaceae*. The initiation and the subsequent development of the fruit chromoplastids have been traced. The formation of chromoplasts in the fruits is regarded by the author as a new character that has originated *de novo* in the evolution later than the plastids of the ovary, viz. the leucoplasts and chloroplasts.

З. Г. Беспалова

К БИОЛОГИИ ПОЛУКУСТАРНИЧКОВ-ЭДИФИКАТОРОВ ФИТОЦЕНОЗОВ НОГАЙСКИХ ПУСТЫННЫХ СТЕПЕЙ И СУХИХ СТЕПЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАЗАХСТАНА

С 7 рисунками

(Получено 18 III 1960)

В настоящей работе обобщен материал, собранный в течение 1954—1955 гг. в Ногайской степи,[1] по эколого-биологическим наблюдениям над некоторыми полукустарничками-эдификаторами основных растительных группировок. Полевые наблюдения проводились за выделенными особями 2 раза в месяц, кроме того, собирался гербарий разновозрастных экземпляров. Дополнительно для ряда растений был собран материал в Казахстане.[2]

Наиболее распространенными группировками, в которых проводились наблюдения, являются: прутняково-мятликово-таврикополынная (Artemisia taurica+Poa bulbosa+Kochia prostrata), прутняково-белополынная (Artemisia lercheana+Kochia prostrata), белополынно-камфоросмовая (Camphorosma monspeliacum+Artemisia lercheana), лебедово-сарсазанная (Halocnemum strobilaceum+Atriplex verrucifera) и солончаково-полынная (Artemisia monogyna).

Эдификаторами этих группировок являются полукустарнички.

В данной работе мы не будем касаться исторического обзора систем жизненных форм вообще и полукустарничков в частности. Это сделано довольно обстоятельно в ряде работ (Козлова, 1953; Стешенко, 1956; Рачковская, 1957). Отметим только, что, на основании работ Е. Варминга (1902), В. В. Алёхина (1938), И. П. Бородина (1928), О. Н. Радкевич (1935), А. В. Прозоровского (1940) и др., сложилось представление, что полукустарнички имеют травянистые, неодревесневшие верхушки побегов, которые отмирают под действием низких зимних температур. М. В. Сенянинова-Корчагина (1949), кроме того, отмечает, что у полукустарничков сохраняются лишь нижние одревесневшие или опробковевшие многолетние части растения, а верхние неопробковевшие отмирают, как у травянистых.

Такое представление о строении полукустарничков не совсем правильное, так как, если принять за основу признак опробковения, то в одну группу попадут и южные полукустарнички, и северные кустарнички, и даже травянистые многолетники.

Работы последних лет (Козлова, 1953; Серебряков, 1954, 1955; Стешенко, 1956; Рачковская, 1957) дают более точное и четкое представление о том, что же такое полукустарничек.

[1] Подробнее см. в работе З. Г. Беспаловой (1956).

[2] Наблюдения в 1957 г. проводились на сухостепном стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН), расположенном в южной полосе подзоны сухих степей, в 250 км к югу от жел.-дор. ст. Атбасар Акмолинской обл., в среднем течении р. Терсаккана. Подробнее см. в работе З. В. Карамышевой (1960).

Н. А. Козлова (1953) выделяет две группы: полукустарнички древесного типа и полукустарнички травянистого типа.

С нашей точки зрения, растения, выделенные Н. А. Козловой в первую группу (полукустарничков древесного типа), нельзя отнести к этой жизненной форме, так как указанные основные признаки — специализированные генеративные побеги и преобладание в кроне куста вегетативных побегов — не свойственны полукустарничкам. Во вторую группу (полукустарничков травянистого типа) попадают все полукустарнички — примитивные и настоящие, однако, поскольку они отличаются целым рядом признаков, объединять их в одну группу не следует.

И. Г. Серебряков (1954, 1955) считает, что одним из отличительных свойств полукустарничков, наряду с целым рядом других признаков, является наличие главного стержневого корня, который функционирует всю жизнь, придаточные же корни, как правило, отсутствуют, в связи с чем не наблюдается вегетативного размножения.

Надо сказать, что эти признаки не характерны для полукустарничков. В своеобразных экологических условиях многие полукустарнички могут образовывать придаточные корни (Новиков, 1943), а у ряда полыней (по нашим наблюдениям) стержневой корень не сохраняется в течение всей жизни.

Е. И. Рачковская (1957) характеризует полукустарнички как жизненную форму, для которой обычен подавленный процесс моноподиального нарастания в вегетативной сфере в первые годы жизни, затем у них имеет место процесс массового отмирания части годичных побегов, несущих генеративные органы у взрослых растений, их характеризует также малая длительность жизни многолетних ветвей куста и в большинстве случаев (но не всегда) отсутствие вегетативного размножения.

Учитывая особенности отмирания годичного побега, Е. И. Рачковская выделила четыре структурные группы полукустарничков: 1-я — истинные полукустарнички, 2-я — группа полукустарничков древесного типа (полукустарники), 3-я — группа полукустарничков с каудексом, 4-я — группа примитивных полукустарничков.

Эти группы выделены очень удачно, хотя лучше называть 2-ю группу полукустарниками, а не полукустарничками древесного типа, так как последнее название предполагает наличие каких-то признаков сходства с древесными растениями.

По А. П. Стешенко (1956), полукустарничек является жизненной формой, для которой характерно наличие многолетних партикул, составляющих основную часть в структуре многолетнего куста, периодическое отмирание и возобновление многолетних ветвей и отмирание стадийностарых частей годичных побегов, преобладающих в кроне куста.

На основании изученного нами материала можно выделить несколько групп полукустарничков: I — группа примитивных полукустарничков с подгруппой корнеотпрысковых полукустарничков, II — группа настоящих (истинных) полукустарничков с подгруппой укореняющихся полукустарничков, III — группа переходная между полукустарничками и кустарничками.

Перейдем к описанию этих групп.

I. Группа примитивных полукустарничков

Для растений этой группы характерно почти полное отмирание главного побега в течение 1—2 лет. В генеративную фазу они переходят на 2—4-й год. Генеративных побегов, как правило, больше, чем вегетативных (только в очень засушливые годы их меньше). Побеги большей частью моноциклические, реже дициклические. Тип ветвления базитонный. Бóль-

шая часть годичного прироста отмирает, поэтому для этой группы полукустарничков характерен медленный прирост многолетней части. Многолетние ветви живут 5—8 лет. Спящих почек мало, партикулы у растений этой группы выражены слабо. Размножение, как правило, семенное.

В этой группе выделяется подгруппа корнеотпрысковых растений (в основном солончаковые полыни), для которых, наряду с семенным возобновлением, характерно и вегетативное разрастание корневыми отпрысками. При этом на 2—3-м году жизни молодых растений на главном и боковых корнях появляются почки. Часть из них трогается в рост и развивается в побеги, равноценные стеблевым. При полной партикуляции и наличии корневых отпрысков эти побеги впоследствии образуют отдельные парциальные кустики и становятся самостоятельными растениями.

Из изученных нами растений в эту группу входят: *Artemisia taurica*, *A. lercheana*, а в подгруппу корнеотпрысковых полыней — *A. monogyna*, *A. nitrosa* Web., *A. saissanica* (Krasch.) P. Pol.

Разберем подробнее формирование куста на примере наиболеее характерных представителей этой группы.

Artemisia taurica. Полынь таврическая — полукустарничек, принадлежащий к подроду *Seriphidium*. Распространена на Крымском полуострове, в Предкавказье, Прикумском районе, Дагестане, Ергенях, низовьях рр. Терека и Кумы (Левина, 1952). В Ногайской степи полынь таврическая широко распространена. Встречается на каштановых и светлокаштановых солонцеватых и солончаковых почвах.

Всходы полыни таврической появляются ранней весной (март). К середине апреля уже формируется до 12 листочков (в розетке) и одновременно происходит очень медленный рост стебля. К осени вырастает небольшой одревесневший стебель 1—2 см длины с мутовкой листьев на конце побега и почками возобновления, заложенными в пазухах нижних листьев. Все листья к зиме отмирают, верхушечная почка зимует, прикрытая свернутыми, сильно опушенными листочками. На следующий год весной трогается в рост верхушечная почка и одновременно могут тронуться в рост и почки возобновления, заложенные в базальной части побега.

Нарастание в 1-й и 2-й годы жизни растения моноподиальное. На 3-й год главный побег почти полностью отмирает, не вступая в генеративную фазу, и моноподиальное ветвление сменяется симподиальным — начинается формирование куста.

Впервые полынь таврическая зацветает на 3—5-й год. С появлением генеративных побегов усиливаются процессы отмирания. На живой оставшейся (2—3 см) базальной части побегов куста закладываются почки возобновления в количестве 3—4, которые на следующий год трогаются в рост, давая новые побеги, бóльшая часть которых в свою очередь после плодоношения отмирает.

На рис. 1 представлена схема развития куста полыни. Более темные места — многолетняя часть куста, образованная остающимися из года в год базальными частями годичных побегов, образующих отдельные многолетние ветви. Максимальная длительность жизни такой ветви 6—8 лет; после ее отмирания из спящих почек, заложенных у основания, вырастают новые. Отмирание ветвей начинается с центра, основание отмерших ветвей образует в дальнейшем партикулы, нарастание которых происходит по периферии. Середина куста полая и часто заполнена отмершими частями.

Полынь таврическая — плотнокустовое, сильно партикулирующее растение,[1] наблюдаются случаи полной партикуляции. В основе куста

---

[1] В условиях более повышенного увлажнения на луговой, сильно солончаковой почве (по берегам оросительного канала) форма куста полыни более рыхлая, парти-

лежат партикулы, величина которых из-за малого годичного прироста не превышает 3—5 см.

Как правило, у полыни таврической разветвленный побег, имеющий как бы две части: нижнюю половину побега с почками возобновления, вегетативную, и верхнюю, генеративную. Побеги моно- и дициклические, как озимые, так и яровые.

Цикл фенологического развития полыни таврической очень сходен с таковым у других полыней. Основное развитие происходит весной; за это время растение успевает почти полностью образовать побег (до 20—30 см длины). Затем, с наступлением жары, полынь вступает в фазу «покоя», во время которого формируются корзинки; листья к этому мо-

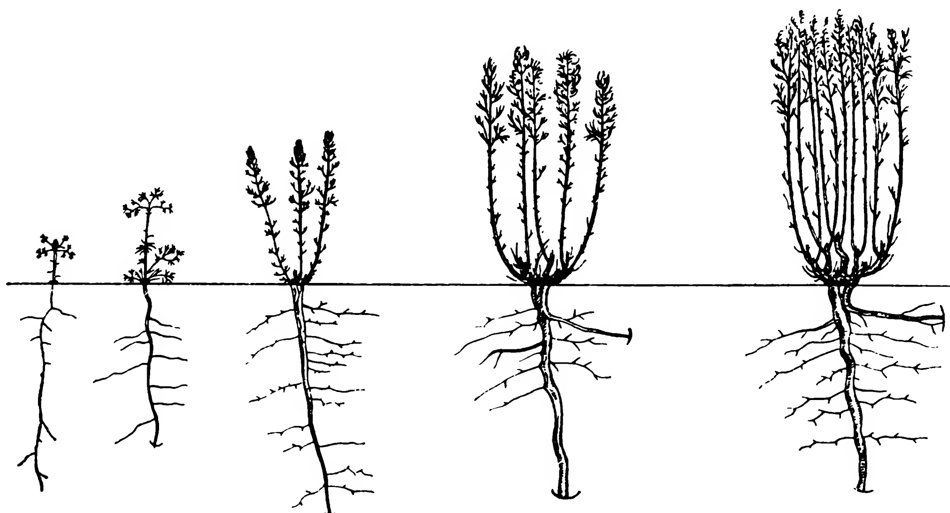


Рис. 1. Схема становления куста *Artemisia taurica* в первые 5 лет жизни.

менту уже подсыхают. В сентябре корзинки уже бывают довольно хорошо сформированы (рис. 2), но цветки еще только начинают развиваться. Развитие цветка длится в течение месяца; поэтому цветение наступает в октябре, а плодоношение в ноябре.

Размножается полынь таврическая только семенами. В случаях сильного угнетения и повреждения могут образоваться корневые отпрыски, но в этом случае они не могут служить средством размножения растения. Партикуляция также не может быть средством размножения данного вида полыни. Несмотря на то что встречаются случаи полной партикуляции, все же отделившиеся парциальные кустики остаются на месте и внешне имеют облик одного куста.

Корневая система у молодых кустов полыни таврической стержневая, главный корень хорошо выражен, а у более старых экземпляров и у особенно сильно партикулирующих он почти теряется. Корни достигают глубины 50—60 см, максимальное количество их сосредоточено в горизонте 0—10 см. Цвет корней светло-коричневый, боковые корешки окрашены светлее, внутри желтоватые, поверхность неровная, во многих местах мочалистая. Находятся они целиком в пересушенном опресненном горизонте. Осенью и весной, в период дождей, появляются эфемерные корешки, которые в сухой период пропадают; вероятно, это обычное, ши-

---

кулы менее выражены (близка к форме солончаковых полыней) и даже встречаются случаи укоренения многолетних ветвей.

роко распространенное явление для растений сухих местообитаний (Мокеева, 1945).

По характеру водного питания полынь таврическую можно отнести к омброфитам (Бейдеман, 1954).

Artemisia lercheana. Характер развития побега и общий принцип становления куста белой полыни близок к ходу развития полыни таврической. Однако наблюдаются и некоторые отличия: 1) побег весь сезон облиствен; 2) более значительная часть побега остается в прирост, вследствие чего в большей степени выражена многолетняя часть куста (до 7—8 см выс.); 3) в структуре куста преобладают дициклические побеги.



Рис. 2. Развитие корзинки и цветков у *Artemisia taurica*.

Развитие корзинки: *1* — конец июля; *2* — 22 августа; *3* — 4 сентября; *4* — 23 сентября; *5* — 5 октября. Развитие цветков: *1* — 4 сентября; *2* — 10 сентября; *3* — 23 сентября; *4* — 10 октября; *5* — 15 октября.

Так же как и у полыни таврической, вегетация наступает ранней весной, но в дальнейшем сроки прохождения фенофаз несколько отличаются: у белой полыни во время периода покоя листья не подсыхают и не опадают; период покоя выражается в приостановке роста верхушечной почки, но в это же время начинают трогаться в рост почки, заложившиеся в пазухе 4—5-го листа и выше, из которых образуются укороченные вегетативные побеги.

Форма куста белой полыни плотнокустовая, на песках — рыхлокустовая. Засыпание многолетней части (в песках) способствует появлению многочисленных придаточных корней. Белая полынь способна партикулировать, но случаев полной партикуляции не встречалось.

Artemisia monogyna. Характер развития и становление куста солончаковой полыни несколько иные, чем у предыдущих. Всходы появляются весной, но уже к осени молодое растение вырастает до 15 см. Почки заложенные в пазухах нижних листьев (при благоприятной осени) могут тронуться в рост. На следующий год главный побег переходит в генеративную фазу и, отплодоносив, отмирает почти полностью. С этого момента начинается формирование куста. Так как отмирание генеративных побегов происходит еще более полно, чем у предыдущих полыней, то и при-

рост многолетней части куста очень незначительный. Партикулы почти не выражены, основой куста служат основания многолетних ветвей, которые живут менее длительно, чем у других полыней первой группы. Как уже отмечалось (Левина, 1953; Беспалова, 1956), данная полынь — корнеотпрысковое растение. Почки на корнях появляются на 2—3-й год жизни растения, и в дальнейшем корневые побеги начинают играть значительную роль в формировании куста, придавая ему более рыхлую форму.

Корневые отпрыски в сочетании с полной партикуляцией могут служить средством размножения этого вида полыни. Корневая система солончаковой полыни кистекорневого типа. Стержневой корень ясно выражен только у молодых экземпляров (1—2-го года). Корни идут до глубины 30—80 см, в зависимости от глубины залегания грунтовых вод.

II. Группа настоящих (истинных) полукустарничков

Для этой группы характерно более длительное, по сравнению с предыдущей группой, моноподиальное нарастание (2—4 года) главного побега. В генеративную фазу растения переходят в возрасте 6—10 лет. Развиваются 3 типа побегов: генеративные, переходные и вегетативные. Соотношение их количества зависит от погодных условий и от возраста растений. Побеги ди- и полициклические, реже встречаются моноциклические. Тип ветвления мезотонный и акротонный.

Как главный, так и последующие побеги отмирают не полностью: на $^1/_2$—$^1/_3$ генеративные побеги, на $^2/_3$ переходные. Для этой группы характерен более быстрый прирост многолетней части. Многолетние ветви живут 10 и более лет. Спящих почек много, часто они образуют массовые скопления.

Партикулы у растений этой группы хорошо выражены. Размножение, как правило, семенное.

В этой группе выделяется подгруппа таких полукустарничков, для которых характерно обилие придаточных корней. Размножаются растения этой подгруппы как семенным, так и вегетативным путем, причем последний часто преобладает.

Из изученных нами растений в эту группу вошли: *Kochia prostrata*, *Salsola laricina*, *Camphorosma monspeliacum*, *Halocnemum strobilaceum*,[1] *Atriplex verrucifera*.

Остановимся подробнее на разборе представителей этой группы.

Kochia prostrata. Полукустарничек высотой от 10 до 75 см с приподнимающимися ветвями, широко распространен в сухих степях, полупустыне, северной части пустынной зоны, в предгорьях и низкогорьях по всему Советскому Союзу. Прутняк — растение с довольно широкой экологической амплитудой, произрастающее на самых разнообразных вариантах светлокаштановых почв. В Ногайской степи прутняк встречается в ее северо-восточной части вместе с полынью таврической на светлокаштановых солонцеватых почвах и более обильно на песках.

Всходы прутняка появляются в марте. Гипокотиль (0.8—1.5 мм длиной) выносит на поверхность две зеленые неопушенные, продолговатой формы семядоли, до 0.5 см дл. и 1 мм шир., которые очень быстро буреют и через месяц-полтора отваливаются. Одновременно с семядолями появляются два настоящих листочка линейной формы, с серо-белым шерстистым опушением.

Через месяц всход имеет розетку из 7—8 листьев, и с этого времени начинается рост побега в длину. По мере роста стебля, в пазухах листьев закладываются почки возобновления. К сентябрю молодое растеньице

[1] Подробная характеристика *Halocnemum strobilaceum* дана нами в специальной статье (Беспалова, 1959).

достигает высоты 5—7 см (рис. 3). На следующий год весной верхушечная почка продолжает свой рост, одновременно трогаются в рост пазушные почки на базальной части побега, давая начало будущим скелетным осям (оси 2-го порядка).

В первые годы жизни растения прирост главного побега совсем незначителен, но с переходом молодых растений прутняка к цветению (на 5—6-й

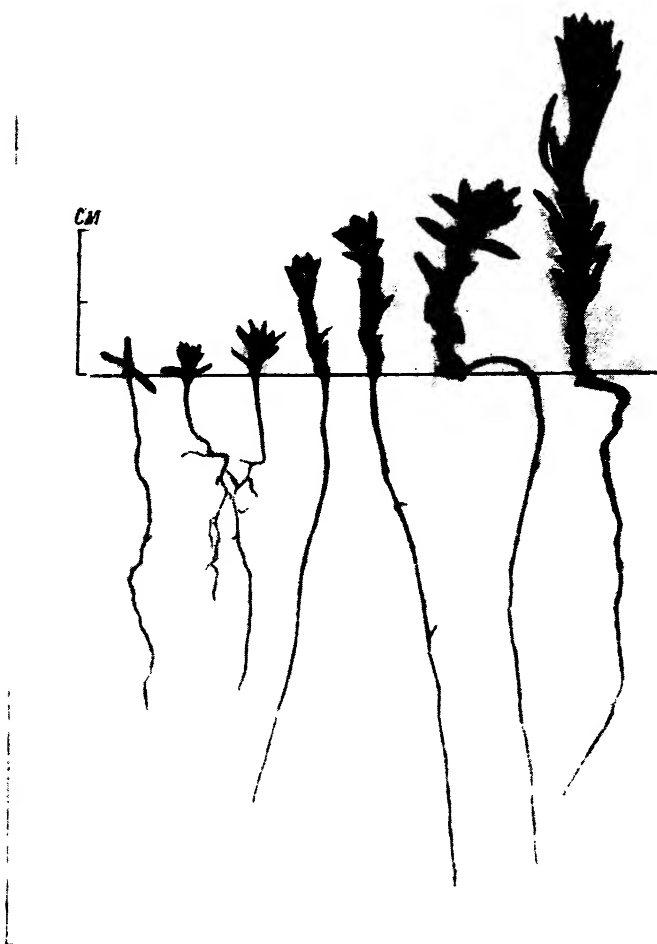


Рис. 3. *Kochia prostrata*, всходы и растения первого года жизни.

год) он увеличивается. В первые 2—3 года нарастание происходит моноподиально. С отмиранием верхушечной почки и части главного побега оно меняется на симподиальное. Большую роль в строении куста играют боковые, простирающиеся по поверхности почвы побеги.

Прутняк имеет три типа побегов: 1) генеративные — обычно развиваются в удлиненные и ветвящиеся; они отмирают на $^{1}/_{3}$—$^{3}/_{4}$ своей длины (в зависимости от условий местообитания); 2) скрытогенеративные, или переходные (по Стешенко, 1956), — никогда не ветвятся, генеративная сфера почти не развита, отмирает $^{1}/_{3}$ или еще меньшая часть побега; 3) вегетативные — это укороченные побеги, которые, как правило, не отмирают и в последующие годы развиваются в генеративные.

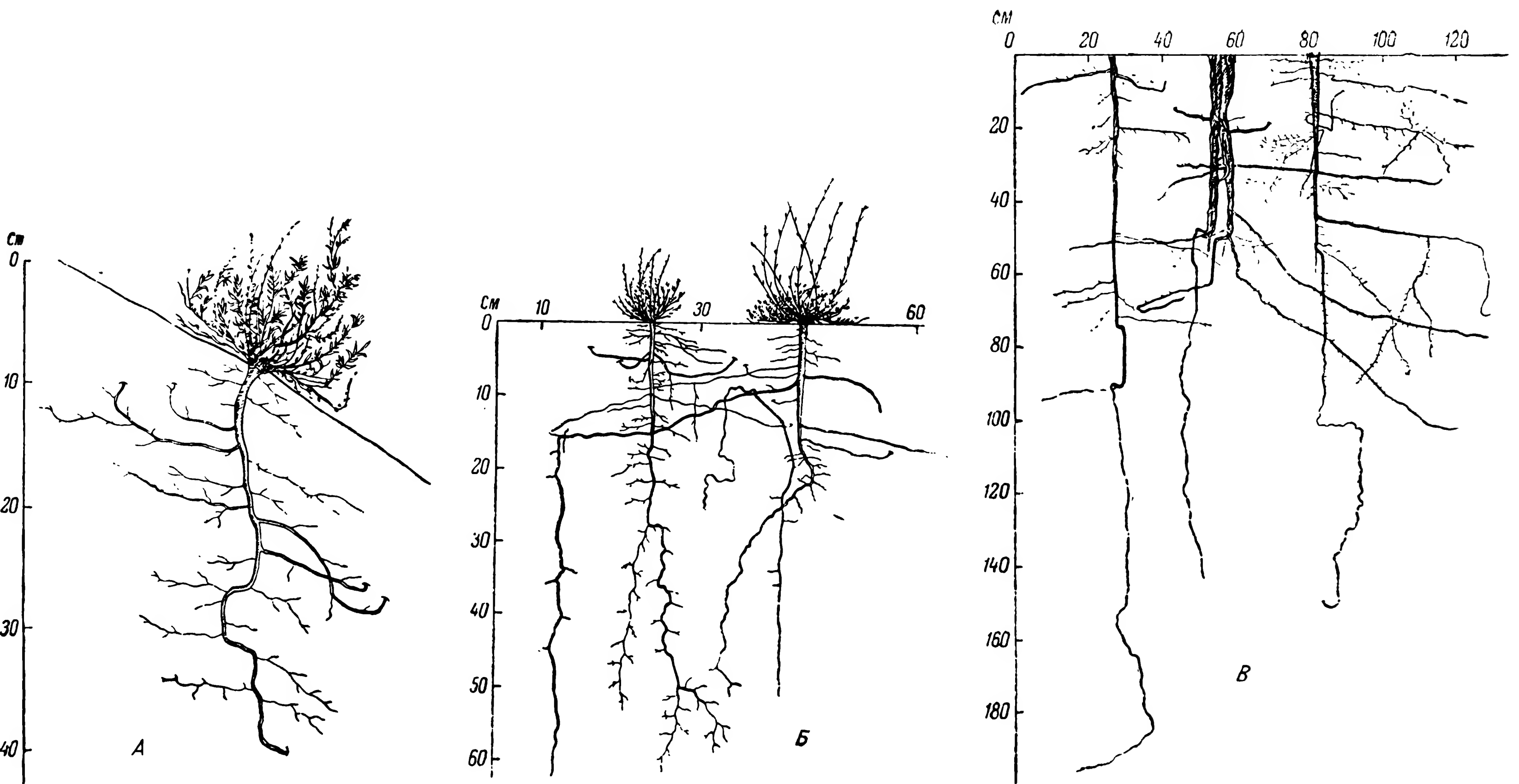


Рис. 4. Корневая система *Kochia prostrata*.

А — на склонах Кокшетау; *Б* — в подгорной равнине центрального Казахстана; *В* — в Ногайской степи (с более близким залеганием грунтовых вод).

Преобладание того или иного типа побегов в кусте зависит от климатических условий года, возраста растения и степени выпаса. Так, при сильном скусывании отдельных побегов или целиком ветвей трогается в рост масса спящих почек, и в таком случае в кроне куста образуется много вегетативных побегов. Спящих почек у прутняка много, они закладываются у основания годичных побегов и в области корневой шейки. По нашим наблюдениям, спящие почки прутняка способны к ветвлению, что приводит к образованию небольших бугорков в виде «натеков».

В разных экологических условиях прутняк имеет неодинаковую форму роста. В Ногайской степи, где он чаще всего встречается на светлокаштановой солонцеватой почве, он имеет форму довольно рыхлого куста.

По типу развития, формированию куста и форме роста прутняк, встречающийся на подгорных равнинах [1] на каштановых карбонатных солонцеватых почвах и на солонцах в общем одинаков, разница только в степени отмирания генеративных побегов. На солонцах отмирает довольно значительная часть ($^2/_3$ побега), меньшая часть остается в прирост и, следовательно, многолетняя часть куста оказывается сравнительно небольшой (4—6 см).

Прутняк, встречающийся в горах Кокшетау,[2] имеет, в силу специфических особенностей склона, стелющуюся форму роста. Вся многолетняя часть прижата к земле, причем все побеги направлены в сторону склона.

Партикуляция у прутняка ни в каких условиях не наблюдается.

Корневая система прутняка типично стержневая, маловетвистая; в зависимости от характера почвенных горизонтов корни проникают до глубины 30—250 см. Так, например, в мелкосопочнике, где почвенный профиль достигает всего 10—20 см (ниже идет скала), корневая система сосредоточена в основном в верхних 10—15 см; главный стержневой корень короткий (20—30 см), от него отходят хорошо развитые боковые корни, которые тянутся по направлению склона на значительное расстояние (рис. 4, *А*). В условиях подгорной равнины центрального Казахстана корневая система проникает до глубины 45—60 см (рис. 4, *Б*),[3] отражая строение почвенного профиля. Все наиболее крупные боковые корни отходят в слое 0—15 см и идут вдоль плотного горизонта. В условиях Ногайской степи корни проникают значительно глубже (рис. 4, *В*) — до 150—200 см.

В зависимости от глубины залегания грунтовых вод и глубины проникновения корневой системы прутняк является трихогидрофитом или омброфитом.

Camphorosma monspeliacum. К группе настоящих полукустарничков относится также камфоросма. Это растение не всегда можно относить к этой группе, так как в разных экологических условиях оно может быть отнесено к различным жизненным формам.

В условиях Ногайских степей, где камфоросма встречается на светлокаштановых почвах с довольно легким механическим составом, она имеет жизненную форму полукустарничка (рис. 5). От типичных полукустарничков отличается тем, что у нее в структуре куста чаще преобладают вегетативные побеги.

В Казахстане, в районе сухостепного стационара БИНа, камфоросма встречается на выходах известняка по склонам сопок, на щебнистых пятнах предгорий Кокшетау на солонцах и единично в чернополынно-кокпе-

---

[1] Центральный Казахстан, Акмолинская обл. в среднем течении р. Терсаккан.

[2] В той же местности центрального Казахстана.

[3] Зарисовка сделана на щебнистом пятне, на солонце, где до 15 см идет неплотный тяжелый суглинок, а с 15 до 30 см — плотный слой суглинка с большим количеством карбонатов в виде мучнистой присыпки. Глубже простираются менее плотные горизонты с меньшим количеством солей; ниже 70 см — скала.

ковой группировке на солонцах-солончаках. Камфоросма здесь имеет жизненную форму подушки.

Как известно из литературы (Палибин, 1914; Заленский, 1948; Зайцева, 1949; Серебряков, 1955), для растений-подушек характерно: обилие стеблей, плотно сомкнутых, образующих ровную поверхность; общий стержневой корень (развит не всегда); небольшого размера листья по отмирании долго сохраняющиеся на стебле; торможение ростовых процессов. Жизнедеятельная часть подушки находится на поверхности, отмершие остатки и песок накапливаются внутри подушки, придавая ей плотность.



Рис. 5. *Camphorosma monspeliacum* на легких почвах в Ногайской степи.

Камфоросма обладает всеми перечисленными свойствами, и поэтому мы ее относим к растениям-подушкам; у нее в первый год образуется кро-

хотная розетка из 5—6 листочков. На следующий год рост продолжается из верхушечной почки, а старые почерневшие листья сохраняются на стебле. Вместе с ростом верхушечной почки в рост трогаются также почки, заложившиеся в пазухах первых листьев. Главный побег начинает ветвиться. Боковые оси ветвятся на 3—4-й год. Ветвление происходит за счет почек, заложившихся в пазухах верхних молодых листьев (рис. 6). Главный побег не отмирает, а с годами отстает в росте от боковых. Рост боковых, стелющихся (периферических) побегов происходит быстрее, чем центральных, поэтому камфоросма, при слабом ветвлении, постепенно приобретает форму полуэллиптической подушки (рис. 7).

Первые генеративные побеги появляются на 15—20-м году жизни растения. Располагаются они по периферии, вытягиваясь над основной массой подушки. Побеги, образующие гладкую поверхность подушки, всегда вегетативные. Генеративные побеги немногочисленны; в отдельные,

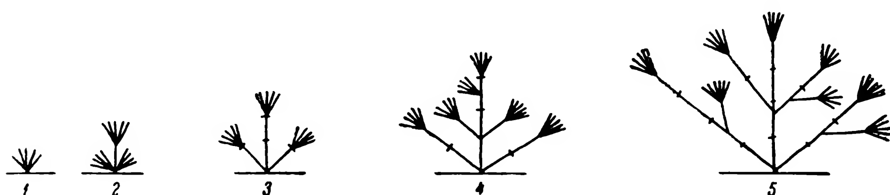


Рис. 6. *Camphorosma monspeliacum*, схема ветвления камфоросмы-подушки в первые годы жизни.

наиболее сухие годы, подушка размером 9×6 см, имеющая 5 основных осей, дает всего 3 генеративных побега. Генеративные побеги ди- и полициклические, после плодоношения они полностью отмирают. Годичный прирост чрезвычайно мал, при этом прирост многолетней части происходит только за счет вегетативных побегов, которые нарастают неопределенно долгое число лет, затем отмирают, не переходя в генеративную фазу. Отмирание начинается сверху и постепенно охватывает все ветви. Остатки старых отмерших ветвей долго остаются на основных осях. Замены отмерших ветвей не наблюдается, вероятно потому, что камфоросма не имеет спящих почек.

Камфоросму можно отнести к типу рыхлых подушек, твердость же ей придают песок и мелкозем, скапливающиеся внутри куста.

Камфоросма, встречающаяся в предгорьях Кокшетау на солонцах, имеет форму рыхлой, очень плоской (блинообразной) подушки. Закономерности развития и роста в первые годы жизни у нее сходны с формой полуэллиптической подушки. Главный побег также не отмирает, но периферические растут значительно быстрее центрального. Первые генеративные побеги появляются на 8—10-й год жизни, распределяясь по периферии куста, но в значительно большем количестве.

В зависимости от экологических условий камфоросма может быть трихогидрофитом или омброфитом.

III. Группа переходная между полукустарничками и кустарничками

В настоящей работе из-за недостатка материала эту группу мы выделяем предварительно. Единственным представителем ее из числа изученных нами растений является *Limonium suffruticosum*.

***Limonium suffruticosum*.** Над кермеком велись наблюдения в Казахстане, на корковом солонце солончаковатом.

Всходы кермека появляются большей частью осенью. Ко времени ухода в зиму у молодого растения успевают образоваться 3—4 листочка. Весной трогаются в рост верхушечная почка и почки, заложенные в пазухах семядолей. Ветвление главной оси начинается на 3—4-й год; с годами боковые оси догоняют в росте главную и они выравниваются.



Рис. 7. Подушка *Camphorosma monspeliacum*, Каз. ССР.

Первые генеративные побеги появляются на 10—12-й год. Генеративный побег, который дает верхушечная почка, специализированный, необлиственный и после плодоношения полностью отмирает. Дальнейшее нарастание многолетней части куста происходит за счет почки, заложившейся в пазухе последнего листа годичного прироста. Этот новый побег как бы отодвигает в сторону отмерший генеративный, который сохраняется на растении 3—4 года. Вся многолетняя часть кермека составлена вегетативными побегами. Отмирание ветвей начинается с верхних побегов, захватывая постепенно всю ветвь. Отмирание многолетней ветви происходит через 20—25 лет.

По признакам, характеризующим полукустарничек как жизненную форму, т. е. по характеру роста и развития побегов, накоплению многолетней части, строению генеративного побега и т. д., кермек нельзя отнести к полукустарничкам.

Сомнительна и возможность отнесения этого растения к кустарничкам. По сравнению с северными кустарничками (у которых масса генеративных побегов значительно меньше вегетативных), генеративные побеги у кермека превосходят массу вегетативных побегов.

Следует отметить, что дальнейшее изучение биологии и морфологии растений типа полукустарничков, по-видимому, выявит еще группу видов, сходных по характеру развития с кермеком полукустарниковым, которую уже можно будет расценивать более обоснованно как переходную или между полукустарничками и кустарничками, или между полукустарничками и другими жизненными формами.

На основании проведенных нами наблюдений можно отметить следующие характерные особенности выделенных основных групп полукустарничков:

Примитивные полукустарнички отличаются: 1) почти полным отмиранием главного материнского побега, 2) медленным приростом многолетней части, 3) неясно выраженной структурой, 4) базитонным типом ветвления.

Настоящие полукустарнички в противоположность предыдущим имеют: 1) главный побег, отмирающий не полностью и дольше живущий, 2) более быстрый прирост многолетней части, 3) хорошо выраженные партикулы, 4) мезотонный и акротонный тип ветвления.

Кроме того, выявлена переходная жизненная форма между полукустарничками и кустарничками или другими жизненными формами.

ЛИТЕРАТУРА

Алёхин В. В. (1938). География растений. — Бейдеман И. Н. (1954). Развитие растительности и почв в низменности Восточного Закавказья. Сб. «Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР». — Беспалова З. Г. (1956). К биологии размножения полыней *Artemisia salina* Kell. s. l., *A. taurica* Willd. и кермека *Limonium meyeri* (Boiss.) Ktze. в Ногайской степи. Бот. журн., 11. — Беспалова З. Г. (1959). К биологии *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B. Бот. журн., 1. — Бородин И. П. (1928). Краткий учебник ботаники. — Варминг Е. (1902). Распределение растений в зависимости от внешних условий (экологическая география растений). Перевод 2-го изд. А. Г. Генкеля. — Зайцева М. Г. (1949). Об определении возраста растений-подушек. Сообщения ТаджФАН СССР, XVII. — Заленский О. В. (1948). О водно-температурном режиме растений-подушек. Бот. журн., 4. — Карамышева З. В. (1960). Растительность каменистых степей юго-западной части центральноказахстанского мелкосопочника. Бот. журн., 1. — Козлова Н. А. (1953). Анатомо-экологическая характеристика полукустарничков Крыма. Бот. журн., 4. — Левина Ф. Я. (1952). Полынь таврическая (*Artemisia taurica* Willd.) в пределах пустынно-степного юга и юго-востока европейской части СССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 8. — Левина Ф. Я. (1953). К биологии возобновления полыней и других ксерофильных полукустарничков. Бот. журн., 6. — Мокеева Е. А. (1945). К биологии пустынной полыни. Бюлл. Ср.-аз. гос. унив., 23. — Новиков Г. Н. (1943). О формах размножения пустынных полукустарничков. Сов. бот., 2, 1. — Палибин И. (1914). Растения-подушки. Природа : 1441—1450. — Прозоровский А. В. (1940). Полупустыни и пустыни СССР. Растительность СССР. II. — Радкевич О. Н. и Л. Н. Шубина. (1935). Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бетпак-Дала. Тр. САГУ, сер. VIIIв, 25. — Рачковская Е. И. (1957). К биологии пустынных полукустарничков. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 11. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1949). К вопросу о классификации жизненных форм. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., сер. географ., 5. — Серебряков И. Г.

(1954). Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. Уч. зап. Моск. гос. педагог. инст. им. В. П. Потемкина, XXXVII, 2, Каф. ботан. — Серебряков И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биолог., IX, 3. — Стешенко А. П. (1956). Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. Тр. Акад. наук Тадж. ССР, 1.

A CONTRIBUTION TO THE BIOLOGY OF THE DOMINANT SPECIES OF DWARF SUBSHRUBS IN THE PHYTOCOENOSES OF THE NOGAISK DESERT STEPPES AND OF THE ARID STEPPES OF THE CENTRAL KAZAKHSTAN

By Z. G. Bespalova

SUMMARY

On the basis of her own observations and the data of other investigators the authc- proposes a more precise definition of the concept of the subshrub life-form and characterr izes the morphological and biological features of several representatives of this lifeform (*Artemisia taurica*, *Kochia prostrata*, *Camphorosma monspeliacum*, *Limonium suffruticosum* etc.). Three groups of dwarf subshrubs and two specialized groups are distinguished; the features of growth and development common and characteristic of each group are described.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Н. И. Фейгинсон

АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ОТРИЦАТЕЛЬНЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ ОПЫТОВ ПО ВЕГЕТАТИВНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

(Получено 20 II 1960)

Экспериментальная морфология, о необходимости создания которой так много писал К. А. Тимирязев, указывая на то, что ей принадлежит будущее, стала боевым настоящим нашей биологической науки. Основная ее задача заключается в произвольном, по желанию, формировании организмов, направленном изменении их наследственности. Эта задача выполняется многими путями, разработанными мичуринским учением.

В решении ряда вопросов экспериментальной морфологии прививки друг на друга организмов с различающейся наследственностью стали одним из важнейших приемов.

Известно, что Ч. Дарвин придавал большое значение прививочным гибридам, полагая, что изучение их должно помочь в понимании наследственности. Он указал также на то, что факты вегетативной гибридизации заставят изменить взгляды и на половое воспроизведение. В мичуринском учении эти пророческие предвидения великого ученого нашли свое полное подтверждение.

После Ч. Дарвина вопросами прививок и прививочной гибридизации стал заниматься ряд исследователей. Среди них особенную известность приобрел немецкий ботаник Г. Винклер. Совместно с генетиком Э. Бауром (хотя они и вступали в полемику) Винклер весьма основательно запутал этот вопрос, и в официальной биологической науке постепенно стало господствующим положение о невозможности вегетативной гибридизации, вполне соответствовавшее догмам корпускулярной генетики (хромосомной теории наследственности).

Надо при этом подчеркнуть, что богатый экспериментальный материал, накопленный Винклером за ряд лет работы, не давал никаких оснований для такого заключения, так как Винклер имел дело с особой техникой прививки, разработанной для получения так называемых химер (а как он сам думал, бурдонов), и с особой комбинацией прививочных компонентов, а именно с разными видами (Winkler, 1912, 1916, 1938, и др.). Несмотря на это, работы Винклера и других исследователей, ставивших опыты по тому же типу, были широко использованы для дискредитации представлений о возможности вегетативной гибридизации. Это объясняется, следовательно, отнюдь не действительной ценностью таких опытов для обсуждаемой проблемы, а умонастроением многих биологов того времени (а некоторых еще и сейчас), т. е. «умственным климатом», как выражается Линдегрен (Lindegren, 1956).

В то же время эксперименты, например Л. Даниеля и И. В. Мичурина, доказавшие возможность получения вегетативных гибридов, замалчива-

лись или без всякого к тому основания объявлялись ошибочными, не заслуживающими доверия. Такое пристрастное отношение к этим экспериментам также, конечно, объясняется «умственным климатом».

Решительный перелом наступил в тридцатых годах, когда после выступлений Т. Д. Лысенко (1938, 1939 и др.) широко развернулись экспериментальные работы по получению вегетативных гибридов растений, а затем микроорганизмов и животных. Теоретической основой этих работ послужило учение Т. Д. Лысенко о сущности наследственности и о роли условий жизни в ее изменении.

Наследственность — основное свойство живого тела, неотъемлемое от него. Изменение состава и структуры живого тела с необходимостью приводит и к изменению его наследственности. Изменять живое тело и его наследственность можно разными путями, в том числе и измененным органическим питанием. При вегетативной гибридизации организмы одной породы используют для построения своего тела пластические вещества, вырабатываемые организмами другой породы и приобретают новые структурные особенности тела, новые наследственные свойства и признаки.

Эти новые наследственные свойства и признаки могут развиваться в соответствии с воспринятыми необычными пластическими веществами, и тогда организм оказывается с признаками обеих родительских форм. Но так бывает не всегда. Прививка, обеспечивающая питание инородными пластическими веществами, вызывает расшатывание наследственности. Организмы же с расшатанной наследственностью отличаются пониженной избирательностью к условиям жизни. Поэтому они могут воспринять из окружающей их среды необычные вещества, включить их в свой «строительный материал», как выражался И. В. Мичурин (1940 : 180), и на этой основе приобрести признаки и свойства, не бывшие ни у одного из родителей.

Хотя только в первом случае бесспорно устанавливается гибридная природа организмов, однако мы вправе и во втором случае относить полученные формы к вегетативным гибридам. Напомним, что К. А. Тимирязев в разработанной им схеме классификации явлений наследственности (Тимирязев, 1939) специально оговорил для половых гибридов возможность появления новых признаков, не бывших ни у одного из родителей. В настоящее время накопилось много таких фактов и для половых, и для вегетативных гибридов.

Таковы главнейшие положения, лежащие в основе современной мичуринской теории вегетативной гибридизации.

Фактический материал, полученный к настоящему времени в очень большом количестве, вполне подверждает эти теоретические положения. Но вместе с тем встречаются случаи и отрицательных результатов экспериментов. Противопоставление тех и других создает нездоровую обстановку в биологической науке, вызывает взаимные обвинения в методических погрешностях и т. д. Вполне своевременно поэтому разобраться в этом вопросе и попытаться внести в него необходимую ясность.

Прежде всего возникает законный вопрос: возможны ли с точки зрения теории отрицательные результаты в опытах по вегетативной гибридизации? Или, другими словами, всякая ли прививка обязательно должна дать вегетативный гибрид, да еще первого типа, т. е. совмещающий признаки и свойства обоих прививочных компонентов?

Конечно, не всякая. Это вытекает из самой сущности теории вегетативной гибридизации.

Согласно теории, наследственные особенности «передаются» от одного прививочного компонента к другому через пластические вещества, через органическое питание. Но для этого нужно, чтобы изменяемый компонент

действительно воспринял эти вещества, включил их в «строительный материал» своего тела.

С точки зрения теории, это в наименьшей степени возможно в тех случаях, когда компонентами прививок являются представители разных видов. Поэтому межвидовые прививки меньше всего пригодны для проверки возможности вегетативной гибридизации (хотя представляют безусловный интерес для ряда других целей). К сожалению, многие «опровергатели» вегетативной гибридизации берут для своих проверочных опытов именно межвидовые комбинации, безосновательно рассчитывая, что в результате прививки таких наиболее контрастных форм можно получить четкий и ясный ответ.

Разбирая возможные причины отрицательных результатов многих межвидовых прививок, следует прежде всего обратить внимание на два обстоятельства.

Во-первых, один из видовых компонентов может просто не воспринимать пластические вещества другого компонента. Если при этом изменяемый компонент не имеет достаточного количества собственных пластических веществ или не может их использовать, то такие прививки или погибают, или не дают семян, или семена оказываются нежизнеспособными. В тех случаях, когда изменяемый компонент обеспечивается собственными пластическими веществами, прививки такого рода дают неизмененное потомство.

Во-вторых, даже восприняв чужеродные пластические вещества, прививочный компонент может настолько их ассимилировать, так переработать, что при этом видовая специфика его тела не изменится. Правда, обычно в таких случаях в потомстве все же наблюдаются изменения, но не выходящие за пределы вида и не адекватные воздействию второго прививочного компонента (т. е. происходящие в результате расшатывания наследственности и восприятия необычных веществ из окружающей среды). Хорошим примером может служить прививка помидора на черный паслен, проводившаяся рядом исследователей (см., например, Хазина, 1949, 1952; Фейгинсон, 1945). Результатом такой прививки (если при этом не применяется техника, приводящая к получению химер) бывает большое разнообразие в потомстве привоев помидора, не выходящее за видовые пределы.

При внутривидовых прививках также могут получиться отрицательные результаты, если по каким-либо причинам изменяемый прививочный компонент не воспримет пластические вещества, вырабатываемые изменяющим компонентом. В этой связи напомним результаты наших опытов, в которых удалось показать, что путем применения различной техники прививки и ухода за привитыми растениями можно как бы дозировать степень влияния одного компонента на другой (Фейгинсон, 1947). Такая дозировка осуществляется за счет уменьшения или увеличения доступа чужих пластических веществ к изменяемому компоненту. Понятно, что если прививку содержать так, чтобы изменяемый компонент целиком питался за счет собственных пластических веществ, то нельзя ожидать и гибридного эффекта.

Мы разобрали некоторые теоретически мыслимые случаи неудач в экспериментах по вегетативной гибридизации. Они и на деле встречались в ряде опытов по прививкам. Но служит ли это доводом против возможности вегетативной гибридизации вообще? Конечно, нет. Обратимся к вполне законной здесь аналогии с половой гибридизацией. Разве всякое скрещивание приводит к получению гибридов? Хорошо известно, что не всякое. Имеется даже специальный термин «ложные гибриды» для обозначения того, что А. Мильярде (1940) несколько неудачно назвал «гибридизация без скрещивания» (правильнее было бы наоборот, т. е. скре-

щивание без гибридизации). Особенно часто такое явление наблюдается при межвидовых скрещиваниях. Например, в опытах, проведенных И. А. Самсоновой (1956) на кафедре генетики и селекции МГУ, впервые удалось получить семена на черном паслене от опыления пыльцой помидора и на помидоре от опыления пыльцой черного паслена. В обоих случаях потомства не отличались от материнских видовых форм (хотя в случае с помидором и наблюдались некоторые сортовые отличия). Но разве такие факты кто-нибудь когда-нибудь рассматривал в качестве довода против возможности половой гибридизации вообще?

Все сказанное выше позволяет прийти к выводу, что отрицательные результаты опытов по вегетативной гибридизации теоретически вполне допустимы и что они не могут служить для опровержения возможности вегетативной гибридизации.

Однако в последнее время авторы некоторых из опубликованных работ по этому вопросу подходят к нему с иной точки зрения и рассматривают отрицательные результаты своих исследований чуть ли не как решающий аргумент против возможности всякой вегетативной гибридизации. Правда, И. Е. Глущенко (1957а, 1957б) недавно разобрал ряд таких опытов, давших отрицательные результаты. Он показал, что одни из них просто не имеют никакого отношения к обсуждаемой проблеме, другие проводились недостаточно совершенно в техническом отношении; наконец, в-третьих, очевидно, были получены вегетативные гибриды, хотя авторы и отрицают это (Böhme, 1954). Но с тех пор появились новые работы в том же направлении, а кроме того, представляется уместным обсудить значение отрицательных опытов вообще и направление дальнейшей дискуссии по вопросу о вегетативной гибридизации.

Разберем сперва некоторые из новых работ.

В 1957 г. были опубликованы результаты опытов Л. Жегоцинской (Rzegocińska, 1957) по прививке друг на друга разных видов люпина. Исследования велись в течение семи лет (1950—1956). На основании, казалось бы, своих данных Жегоцинская делает следующий весьма ответственный вывод: «В настоящей работе автору не удалось получить ни одного вегетативного гибрида. Однократные или многократные прививки черенков, происходящих из семян, образовавшихся на корнях растений других видов люпина, не привели к физиологическому сближению, которое дало бы возможность успешно провести межвидовую генеративную гибридизацию.

«Результаты исследований, проведенных автором, вполне согласуются с результатами исследований, полученными Штуббе и Беме, которые на 3000 прививок, проведенных на помидорах, не получили каких-либо вегетативных гибридов, а тем самым констатировали принципиальные методические ошибки в работе Глущенко».

Следует прежде всего отметить, что ссылка на работы Штуббе и Беме представляет собой совершенно негодный полемический прием, недопустимый в сколько-нибудь серьезном научном исследовании. Мы уж не говорим о том, что, как это показал И. Е. Глущенко в упомянутых выше работах, Штуббе и в особенности Беме все же получили вегетативные гибриды, хотя в своих статьях отвергают возможность вегетативной гибридизации. Но допустим даже, что ни Штуббе, ни Беме действительно не обнаружили в своем материале вегетативные гибриды. Говорит ли это о «методических ошибках» в работах Глущенко и многочисленных других исследователей, получивших вегетативные гибриды? Каждому ясно, что нет.

Обратимся к опытам самой Жегоцинской. Всего за 7 лет ею было сделано 2.126 прививок (см. таблицу).

Разберем полученный Жегоцинской материал, следуя за ее собственным описанием.

Количество межвидовых прививок люпина

Год	Вид прививки					
	Lupinus albus на *L. luteus*	*L. luteus* на *L. albus*	*L. albus* на *L. angustifolius*	*L. angustifolius* на *L. albus*	*L. luteus* на *L. angustifolius*	*L. angustifolius* на *L. luteus*
1950	200	100	—	—	—	—
1951	800	200	50	50	50	50
1952	200	20	—	—	—	—
1953	200	80	—	50	—	—
1954	—	—	—	48	—	—
1955	—	—	—	21	—	—
1956	—	—	—	7	—	—
Всего .	1.400	400	50	176	50	50

Прививки 1950 г. (200 белого люпина на желтый и 100 желтого на белый) все были очень хилые, росли плохо, ни одна не дала цветков.

В 1951 г. было сделано 800 прививок белого люпина на желтый и 200 желтого на белый. Половина прививок погибла, а из оставшихся дали цветки только 22 привоя белого люпина и 6 желтого. С привоев белого люпина было получено 111 явно нежизнеспособных (или маложизнеспособных) семян; при посеве их в следующем году только два растения дали цветки, но собранные с них 18 семян были неспособны к прорастанию.

С шести привоев желтого люпина было получено всего 49 семян. Они были разделены на две части. Проростки 20 семян были снова привиты на белый люпин, прививки развивались плохо и не дали цветков. Из остальных семян выросло всего 12 растений, типичных, как утверждается в статье, для желтого люпина. Цветки на боковых побегах были кастрированы и опылены пыльцой белого люпина, но все они опали. С главных побегов было собрано всего 96 семян.[1] Эти семена были высеяны в 1953 г. и проростки привиты на белый люпин. Прививки, по словам Жегоцинской, не отличались от желтого люпина, некоторые из них дали цветки и семена (но ничего не говорится о том, сколько было собрано семян и были ли они жизнеспособными), не отличающиеся от семян желтого люпина. Попытки скрещивания с белым люпином не удались.

Насколько можно судить по статье, работа с материалом из прививок 1951 г. на этом была прекращена.

В 1952 г. снова были привиты 200 проростков белого люпина на желтый. С 18 привоев было собрано 32 семени, которые были высеяны в следующем году, проростки вновь привиты на желтый люпин, но прививки были такими хилыми, что не дали цветков.

В 1953 г. была повторена прививка белого люпина на желтый. Всего было сделано 200 прививок, из них только 8 дали цветки, в которых развились, как пишет Жегоцинская, «свыше (!) 10 семян». Эти семена дали растения, «типичные для белого люпина».[2]

Таким образом, из общего числа 2126 прививок 1800 относятся к прививкам белого и желтого люпинов, оказавшимся неудачными из-за плохой техники прививок или из-за исключительно низкого уровня их выращивания.

---

[1] Судя по тому, что с 12 растений было собрано так мало семян, очевидно растения были вовсе не типичными для желтого люпина, которому, как известно, не свойственно давать на главном побеге в среднем только по 8 семян на растение.

[2] В статье написано желтого, но это, надо думать, опечатка.

Что же представляют собой остальные 326 прививок? В 1951 г. было сделано по 50 прививок между узколистным и желтым люпинами, но они не дали ни одного цветущего растения и поэтому работа с такими прививками не продолжалась. Наилучшие результаты, как считает Жегоцинская, были получены при прививке узколистного люпина на белый: прививки удавались почти на 100%, срастание было хорошим, образовывалось много цветков, из которых развивались бобы, «полные семян». Обратные прививки (белого люпина на узколистный) были сделаны только в 1951 г. в количестве 50 и больше не повторялись.

В 1951 г. были сделаны первые 50 прививок узколистного люпина на белый. Цветки образовались на 44 прививках, было собрано 128 семян. Они были высеяны в 1952 г., цветки на выросших растениях были кастрированы и опылены пыльцой белого люпина, но все опали после опыления. С этим материалом работа была прекращена.

В 1953 г. снова были сделаны 50 прививок узколистного люпина на белый. 42 привоя дали цветки, было собрано 117 семян, из которых 50 высевались в 1954 г. для повторения попытки скрещивания с белым люпином и снова безуспешно. Остальные семена также высевались и проростки прививались на белый люпин. От 48 привоев было получено 82 семени; из них 50 семян высеяны в 1955 г., на выросших растениях 80 цветков были кастрированы и опылены пыльцой белого люпина, но все цветки опали. Оставшиеся 25 семян также высевались в 1955 г. для проведения повторной прививки на белый люпин; 21 привой дал 19 семян, высеянных в 1956 г. Полученные сеянцы вновь прививались на белый люпин. На 7 прививках было собрано 8 семян.

Если произвести элементарные подсчеты, то окажется, что 176 прививок узколистного люпина на белый дали всего лишь 354 семени, т. е. примерно по два семени в среднем на прививку. Как же можно было, получив такие результаты, писать в научной работе о том, что прививки узколистного люпина на белый были «наиболее успешными» и что образовавшиеся бобы были «полны семян?».[1]

Если подвести общий итог разбору статьи Жегоцинской, то можно сказать, что статья свидетельствует об исключительно неумелой постановке очень важного научного исследования. Впрочем, это, видимо, не было случайностью, так как в следующем году в том же журнале была опубликована аналогичная статья другого автора (Jaranowski, 1958).[2] Автор этой статьи Ю. Яромовский в течение 1954—1956 гг. проводил прививки двух видов люпина: белого и желтого. В 1957 г. высевалось семенное потомство от этих прививок, в том числе и повторных. Никаких наследуемых изменений в потомстве обнаружено не было. Предварительные прививки не облегчали также и скрещиваемость этих двух видов люпина. Хотя было сделано примерно 1500 скрещиваний между привитыми растениями, ни в одном случае не удалось получить гибридных семян.

Сами по себе опыты Ярановского особого интереса не представляют. Наибольший интерес статьи содержится в следующем заключении, которое делает ее автор: «Наши исследования включали только два вида люпина, однако они вносят вклад в решение вопроса об использовании прививок в исследовательских целях и в селекции. Они подтверждают наше

[1] Весьма возможно, что бобы, «полные семян», были лишь на единичных прививках, в то время как остальные были совсем без семян (но в статье на это нет никаких указаний). Это, пожалуй, единственно мыслимое объяснение резкого противоречия между словами Л. Жегоцинской и приводимыми ею цифрами. Такое поведение единичных прививок можно объяснить тем, что в таких случаях привой образовал свои корни и развивался совершенно автономно от подвоя (см. Фейгинсон, 1946). Но при этом, конечно, нечего и ожидать влияния подвоя на привой.

[2] Стоит отметить, что обе статьи (и Жегоцинской и Ярановского) представлены к печати одним и тем же лицом — С. Барбацким.

мнение (высказанное ранее другими авторами), что считать вегетативные и половые гибриды идентичными, в свете наших исследований, неосновательно».

Какое же право имел Врановский говорить о неосновательности представлений об идентичности половых и вегетативных гибридов, да еще «в свете наших исследований»? Ведь он не получил ни половых, ни вегетативных гибридов, а значит не мог и сравнивать их.

Справедливость требует признать, что столь пристрастное отношение к статьям по вегетативной гибридизации проявляет не только журнал Польской академии наук, но и «Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отдел биологии». В 1958 г. в этом журнале была напечатана статья С. Я. Краевого (1958), в которой приводятся данные опытов, проводившихся за 10 и за 20 лет до опубликования. Оправдано ли это большой научной ценностью статьи? Отнюдь нет. Краевой прививал друг на друга разные сорта помидоров, а также разные виды пасленовых, и не получил в потомстве никаких изменений.

Этот же журнал за год до этого уже предоставлял свои страницы тому же автору. Краевой сообщал тогда о прививках картофеля и помидоров (Краевой, 1957). В год прививки наблюдались изменения вегетационного периода и размеров клубней у картофеля, но в последующих поколениях эти изменения исчезали; по таким же признакам, как окраска клубней и их форма, никаких изменений, как утверждает Краевой, не было. Для этой статьи также были использованы данные примерно двадцатилетней давности.

Три обстоятельства вызывают законные сомнения в научной точности приводимых Краевым данных и описаний.

Во-первых, обратимся к еще более ранней статье того же автора (Краевой, 1946), в которой излагаются результаты прививки друг на друга двух форм помидора — Голден и Смородиновидный — с целью установить, не оказывает ли такая прививка влияние на проявление гетерозиса в потомстве. В качестве показателей гетерозиса были выбраны такие признаки, как высота растений, длина семядолей и первых настоящих листьев. Никакого гетерозиса в потомстве от прививок, как пишет Краевой, обнаружено не было. Но в статье приводятся данные только по прививке Голдена на Смородиновидный. Ничего не говорится о таком показателе, как размер плодов в потомстве от обратной прививки, т. е. как раз по признаку и комбинации, от которых и можно было ожидать если не гетерозиса, то во всяком случае изменения признака для взятой пары форм.

Во-вторых, проводя работу по вегетативной гибридизации, Краевой не дал себе труда ознакомиться с существом дела, поэтому в его статьях встречаются ни с чем не сообразные утверждения. Например, в последней статье он не раз повторяет, будто «. . . сторонники вегетативной гибридизации утверждают, что настоящее расщепление под влиянием прививки получится во втором семенном поколении. . .» (Краевой, 1958). Но кому же не известно, что в отличие от половых гибридов у вегетативных гибридов разнообразие («расщепление») начинается нередко или даже обычно еще в первом семенном поколении? Об этом можно прочесть в монографии И. Е. Глущенко (1948, см., например, стр. 227), в руководствах по генетике (Фейгинсон, 1955: 273—274), в работах аспирантов (Бородин, 1956) и т. д. Откуда же взял Краевой своих «сторонников вегетативной гибридизации», которым приписывает столь необоснованные утверждения? Как нам представляется, это тоже свидетельствует об исключительно низком научном уровне статей Краевого.

Наконец, в-третьих, начиная свыше 20 лет назад свои опыты по вегетативной гибридизации, Краевой подходил к работе с большой предубежденностью. Как он сам пишет, приступая к опытам, он не видел для

вегетативных гибридов «приемлемых теоретических предпосылок» (Краевой, 1958).

Конечно, любой исследователь, ставя тот или иной эксперимент, заранее прикидывает, какие результаты должны получиться. Но выдавать желаемое за сущее никакой научный работник не должен. В этом смысле весьма положителен пример японского генетика И. Синото, который, начиная свои опыты с прививками баклажан, также не ожидал получить вегетативные гибриды; он их получил, как пишет сам, «вопреки ожиданию» (Синото, 1956). Но получив вегетативные гибриды, Синото не стал уверять, что его опыты были безрезультатными, а поступил как подлинный ученый, сообщив о полученных им положительных результатах в научном журнале.

Когда внимательно знакомишься со статьями таких авторов, как Л. Жегоцинская, Ю. Ярановский, С. Краевой, то невольно возникает желание возразить Н. Н. Семенову, который высказал ряд соображений о постановке биологических опытов (Семенов, 1959). Он, в частности, писал: «Если опыт не повторяется или дает в руках одних исследователей один результат, а в руках других — другой, то такой опыт не имеет смысла для науки и не может служить для построения теории и ее приложения. К сожалению, именно такое положение имеет место в биологических науках, когда одни школы получают в тех же опытах одни результаты, а некоторые другие школы — другие результаты и наоборот».

Конечно, если поверхностно ознакомиться с серией статей по вегетативной гибридизации, то может создаться как раз такое впечатление, а именно, что в руках одной «школы» получается один результат, а в руках другой — иной. При глубоком же разборе существа дела нетрудно убедиться в том, что Жегоцинская, Ярановский, Барбацкий, Краевой вообще, видимо, не заинтересованы в выяснении научной истины, а ставят своей задачей любыми средствами дискредитировать данные положительной науки. Нет смысла гадать о том, делается ли это сознательно или бессознательно, существо дела от этого не меняется.

Мы видели, что теоретически отрицательные результаты опытов по вегетативной гибридизации вполне возможны и объяснимы. К сожалению, далеко не всегда можно сказать, в чем именно причина отрицательных результатов конкретного опыта, так как исследователи нередко подходят к постановке эксперимента с неправильных теоретических позиций, слишком часто выдают желаемое за сущее или не приводят в своих статьях достаточно материала, для того чтобы можно было судить об условиях опыта.

Между тем, отрицательные результаты опытов по вегетативной гибридизации также могли бы быть полезными для науки, если бы исследователи не подходили к ним предвзято, а проявляли бы должный научный подход при их анализе. Они, в частности, могли бы содействовать стандартизации условий опыта, о которой говорит и Н. Н. Семенов. Необходимо каждый раз изучать причины отрицательных результатов, выяснять условия, при которых можно было бы добиться успеха (если он вообще возможен во взятой для эксперимента комбинации). Необходимо помнить, что сами по себе отрицательные результаты таких экспериментов по своему существу не могут опорочить данные, получаемые «другой школой». Вот, например, П. А. Зверева в ряде статей (Зверева, 1945, 1946а, 1946б, 1950) сообщила об успешном опыте преодоления нескрещиваемости культурного картофеля с диким видом *Solanum schreiteri* (из группы *Acaulia*), взятым в качестве отцовского растения. В результате скрещивания ею были получены интересные в селекционном отношении формы картофеля.

М. Захариас, работающий в Институте по изучению культурных растений (Германская Демократическая Республика; директор института

Г. Штуббе), не мог преодолеть нескрещиваемость между культурным картофелем и *Solanum acaule* (Zacharias, 1957). Правда, Захариас не сообщает о том, с каким именно из видов группы *Acaulia* он имел дело. Но независимо от этого, могут ли отрицательные результаты опытов Захариаса как-то опорочить положительные результаты, полученные Зверевой? Ведь, Зверева впервые получила гибрид между *Solanum tuberosum* и *S. schreiteri*, взятым в качестве отцовской формы. Этот факт не может быть опровергнут никакими отрицательными данными опытов других исследователей.

Приведем еще один типичный пример.

А. К. Лещенко и Е. И. Тюгина (1950) опубликовали результаты своих опытов по прививке сои на фасоль. Растения сорта сои ВНИИМК 9186 прививались на растения фасоли Бомба белая. Из числа изменений, полученных в первом поколении, наибольший интерес представляло значительное укорочение вегетационого периода (на 33—35 дней) у некоторых растений сои.

В 1951—1953 гг. Г. Гюнтер (в Германской Демократической Республике) прививал сорта сои Хаймкрафт, Дорнбургская белоцветущая и Дорнбургская 150 на сорта фасоли Сакса и Ст. Андреас. В потомстве прививок он не обнаружил растений с укороченным вегетационным периодом (Günther, 1957).

На основании своих выводов Гюнтер пришел к следующему заключению:

«Полученные результаты показывают совершенно отчетливо, что в потомствах прививок не обнаруживается никакого наследуемого воздействия на период созревания».

Может ли быть, чтобы Лещенко и Тюгина наблюдали в своих опытах изменение вегетационного периода в потомстве сои после ее прививки на фасоль, а Гюнтер — нет? Вполне может быть. Ведь они работали с разными сортами и в различных условиях, а среди них имеются многие, которые трудно учесть и предусмотреть в такого рода опытах. Но говорят ли данные Гюнтера против результатов Лещенко и Тюгиной? Конечно, нет. Вот почему Гюнтер не имел никаких оснований для своего обобщенного вывода. Придерживаясь научной точности, он мог лишь сказать, что в его опытах не наблюдались изменения, а не говорить вообще об отсутствии изменений.

Все вышеизложенное дает основание, как нам представляется, для заключения о том, что в настоящее время и дискуссия и экспериментальная работа по вопросам вегетативной гибридизации пошли по неправильному пути. Пора прекратить дискуссию по вопросу о том, возможны или невозможны вегетативные гибриды. Факты вегетативной гибридизации настолько прочно установлены, что просто отрицать их неразумно. Дискуссия может и должна вестись по вопросу о том, как объяснить эти факты. В этом смысле заслуживает всяческого подражания пример японского генетика И. Синото (1956), предложившего свое объяснение фактам вегетативной гибридизации, хотя это объяснение, с нашей точки зрения, и нельзя считать удовлетворительным. Если же сторонники корпускулярной генетики не могут объяснить факты вегетативной гибридизации, то надо не факты отрицать и отбрасывать, а менять свои теоретические представления. Только так могут поступать истинные ученые.

С другой стороны, сторонники мичуринского направления в генетике должны, на наш взгляд, перестроить свою экспериментальную работу по вегетативной гибридизации. Вплоть до последнего времени слишком много внимания уделяется доказательству самой возможности получения вегетативных гибридов, причем делается это путем накопления все новых фактов. Конечно, невозможно отрицать значение фактов в научной работе,

без них никакая наука вообще невозможна. Но ведь хорошо известно, что только одни факты, сколько бы их ни было, науку еще не делают. Вряд ли поэтому целесообразно продолжать накапливать однородные факты получения вегетативных гибридов. Как нам представляется, дальнейшие исследования вегетативной гибридизации должны пойти по следующим трем основным направлениям.

1. Прежде всего, совершенно необходимо гораздо больше внимания уделить селекционному использованию вегетативной гибридизации, чем это делалось до сих пор. Правда, уже сейчас имеется ряд новых сортов помидоров, хлопчатника, риса, перца и других культур, полученных с применением этого приема расшатывания и изменения наследственности, но все же число таких сортов могло бы быть значительно большим, если бы исследователи (в том числе и селекционеры) не затрачивали слишком много труда на то, чтобы просто доказывать возможность получения вегетативных гибридов. Прием вегетативной гибридизации пора пустить в широкую селекционную практику.

2. Особенное значение необходимо придать усилиям по стандартизации условий опытов по вегетативной гибридизации. Необходимо разработать такие модели опытов, которые позволяли бы каждому тщательному и непредубежденному исследователю получить тождественные или близкие результаты.[1]

Думается, что многие исследователи совершают ошибку, стремясь в такого рода опытах к всемерному увеличению числа прививок. Можно, пожалуй, сказать, что чем с большим числом прививок имеет дело экспериментатор, тем меньше у него шансов на обнаружение вегетативных гибридов. Надо так поставить опыт, чтобы успех сопровождал прививку к а ж д о г о взятого для опыта растения (возможно, что для этого в некоторых случаях придется проводить повторные прививки). Это требует повседневного наблюдения и тщательного ухода за каждой прививкой, а значит число их должно быть минимальным, насчитываться не сотнями (а тем более не тысячами), а немногими десятками. Только при этом возможно строгое и точное соблюдение условий опыта, обеспечивающее успех вегетативной гибридизации.

---

[1] О необходимости такой стандартизации биологических опытов пишет и Н. Н. Семенов (1959). Хотя это требование и справедливое, однако не со всем тем, что говорит по этому поводу Семенов, можно согласиться. Так, он считает, что нет принципиальной разницы между стандартизацией условий эксперимента в физике и химии, с одной стороны, и в биологии — с другой. Это вытекает из его точки зрения о том, что «есть отдельная группа гуманитарных наук и отдельная группа естественных наук (механика, физика, химия, биология), в каждой из которых есть известная однотипность соотношений».

Следует прежде всего сказать, что это последнее утверждение нельзя считать обоснованным. В окружающем нас мире можно выделить явления, связанные с неживой природой, с живой природой и с человеческим обществом. Поэтому необходимо иметь в виду не две, а по крайней мере три группы: науки о неживой природе (механика, физика, химия), о живой природе (биология) и об обществе (социальные науки). В каждой из этих трех групп имеется известная однотипность соотношений, как выражается Семенов, но друг от друга они отличаются существенными особенностями (это, конечно, нисколько не противоречит тому, что науки одной группы проникают в другую; например, механика, физика и химия в биологические явления, а биология — в социальные явления). Качественные, принципиальные различия между этими тремя группами наук делают совершенно необходимым некоторое изменение подходов и при стандартизации условий опыта. Не имея возможности указать здесь на все стороны этого вопроса, ограничимся ссылкой лишь на то, что в биологии приходится считаться с индивидуальными особенностями организмов, чего не знают физика и химия (по крайней мере, при современном состоянии этих наук). Вот почему нельзя считать правым Семенова, когда он пишет, что в биологии фиксировать одинаковые условия опыта только труднее, чем в физике и химии. Дело не только в трудности, но и в том, что фиксировать эти условия в биологии надо иначе, чем в физике и химии.

3. Дальнейшая разработка техники вегетативной гибридизации должна, как нам представляется, идти по линии воздействия на процесс обмена веществ у изменяемого компонента отдельными веществами, взятыми у изменяющего компонента. Пока в этой области достигнуты известные успехи в работе с дезоксирибонуклеиновой кислотой (ДНК) и главным образом в опытах с микроорганизмами; получены первые положительные результаты также и с животными (Бенуа, Леруа, К. Вендрели, Р. Вендрели, 1958а, 1958б, 1959). Надо значительно расширить такого рода исследования, вовлечь в них, помимо ДНК, и другие органические вещества, а также использовать многочисленные растительные объекты.

Что же касается отрицательных результатов опытов по вегетативной гибридизации, то они также могут найти свое место в науке и быть полезными в работе по стандартизации условий эксперимента. Но пора уже перестать заполнять биологическую литературу совершенно бесперспективными исследованиями, имеющими целью лишь голое, зряшнее отрицание фактов вегетативной гибридизации. Такого рода исследования останутся в биологии темными пятнами, перед которыми будущий историк науки остановится в большом недоумении.

ЛИТЕРАТУРА

Бенуа Ж., П. Леруа, К. Вендрели, Р. Вендрели. (1958а). Возможно ли получить у птиц направленные соматические мутации? Агробиолог 1 (109) : 62—63. — Бенуа Ж., П. Леруа, К. Вендрели, Р. Вендрели. (1958б). Изменения породных признаков, наблюдавшиеся у утят, происшедших от уток и селезней пекинской породы, предварительно подвергнутых инъекциям дезоксирибонуклеиновой кислоты от уток породы хаки. Агробиолог., 1 (109): 63—66. — Бенуа Ж., П. Леруа, К. Вендрели, Р. Вендрели. (1959). Фенотип клюва у утят первого и второго поколений от уток пекинской породы, подвергнутых действию ДНК от уток хаки кемпбел. Агробиолог., 1 (115) : 131—133. — Бородин Е. С. (1956). Подбор прививочных компонентов при вегетативной гибридизации хлопчатника. Тр. Среднеазиатск. гос. унив., нов. сер., 79, 22 : 101—116. — Глущенко И. Е. (1948). Вегетативная гибридизация растений. — Глущенко И. Е. (1957а). Развитие работ по вегетативной гибридизации. Агробиолог., 5 (107) : 106—1118. — Глущенко И. Е. (1957б). Современное состояние вопроса о вегетативной гибридизации. — Зверева П. А. (1945). Новые методы создания морозоустойчивых форм картофеля. Докл. ВАСХНИЛ, 4—5 : 31—33. — Зверева П. А. (1946а). Преодоление нескрещиваемости у картофеля путем вегетативного сближения. Агробиолог., 2 : 126—128. — Зверева П. А. (1946б). Преодоление нескрещиваемости у группы *Solanum acaulia*. Селекция и семеноводство, 6 : 18—25. — Зверева П. А. (1950). Вегетативная гибридизация картофеля. Селекция и семеноводство, 11 : 73—80. — Краевой С. Я. (1946). О возможных причинах гибридной мощности растений. ДАН СССР, 54, 9 : 825—828. — Краевой С. Я. (1957). О прививках картофеля и томатов. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 62, 3 : 65—75.— Краевой С. Я. (1958). Опыты по прививкам неклубненосных пасленовых. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 63, 2 : 107—122. — Лещенко А. К., Б. И. Тюгина. (1950). Вегетативная гибридизация сои. Селекция и семеноводство, 1 : 27—29. — Лысенко Т. Д. (1938). Ментор — могучее средство селекции. Яровизация, 3 : 35—44. — Лысенко Т. Д. (1939). Выступление на совещании по генетике и селекции. Под знаменем марксизма, 11 : 146—168. — Мильярде А. (1940). Гибридизация без скрещивания или ложная гибридизация. Яровизация, 5 : 7—22. — Мичурин И. В. (1940). Соч., 3. — Самсонова И. А. (1956). Использование методики меченых атомов для изучения предварительного вегетативного сближения. Агробиолог., 6 (102) : 55—58. — Семенов Н. Н. (1959). О соотношении химии и биологии. Вопросы философии, 10 : 95—102. — Синото И. (1956). Опыты по прививке баклажан. Изв. АН СССР, сер. биолог., 3 : 110—122. — Тимирязев К. А. (1939). Соч., 6. — Фейгинсон Н. И. (1945). Вегетативная гибридизация как метод селекции. Рефераты работ учрежд. Отд. биолог. наук АН СССР за 1941—1943 гг. : 244—245. — Фейгинсон Н. И. (1946). Некоторые особенности прививок люпинов на безалкалоидные бобовые растения. Агробиолог., 2 : 149—150. — Фейгинсон Н. И. (1947). Изменение формы листа у привоя соответственно влиянию подвоя при прививке томатов. Рефераты н.-и. работ за 1945 г. Отд. биолог. наук АН СССР : 165. — Фейгинсон Н. И. (1955). Основные вопросы мичуринской генетики. — Хазина Е. П. (1949). Вегетативная гибридизация томата. Научн. труды Всес. селекц.-генет. инст. им. Т. Д. Лысенко, 1 : 232—246. — Хазина Е. П. (1952).

Вегетативная гибридизация в селекционной работе. Научн. труды Всес. селекц.-генет. инст. им. Т. Д. Лысенко, 2 : 115—125. — Böhme H. (1954). Untersuchungen zum Problem der genetischen Bedeutung von Pfropfungen zwischen genotypisch verschiedenen Pflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, 33, 4 : 367—418. — Günther G. (1957). Beobachtungen an Leguminosenpfropfungen. Züchter, 27, 6 : 278—280. — Jaranowski J. (1958). Investigations on Generative Hybridization of White Lupine (*L. albus*) and Yellow Lupine (*L. luteus*) with the Aid of Vegetative Grafts. Bull. L'Acad. Polon. Sci., sér. sci. biol., 6, 4 : 139—144. — Lindegren C. C. (1956). Stability of the Gene. Sci. 124, 3210 : 26—27. — Rzegocińska L. (1957). Attempts at Generative Hybridisation of Different Species of Lupine by Vegetative Grafts. Bull. L'Acad. Polon. Sci., sér. sci. biol., 5, 5—6 : 183—186. — Winkler H. (1912). Untersuchungen über Pfropfbastarden. Jena. — Winkler H. (1916). Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Botanik, 8, 7—8 : 417—531. — Winkler H. (1938). Über einen Burdonen von *Solanum nigrum*. Planta, 27, 5 : 680—707. — Zacharias M. (1957). Über die Anwendbarkeit der Methode der vegetativen Annäherung zur Erhöhung der Kreuzbarkeit einiger Wildkartoffelarten mit der Kulturkartoffel. Die Kulturpflanze, 5 : 240—252.

Московский
государственный университет.

THE ANALYSIS OF THE NEGATIVE RESULTS OF SOME EXPERIMENTS IN THE VEGETATIVE HYBRIDIZATION

By N. I. Feuginson

SUMMARY

The history of the problem of vegetative hybridization is briefly reviewed. The author ascribes the hitherto obtained negative results of the experiments in vegetative hybridization to the imperfect technique of grafting or to the exceptionally bad cultural conditions under which the grafted plants were grown (the experiments of L. Rzegocinska and of other authors). The results of H. Stubbe and especially of H. Böhme are interpreted by the author as the to some extent successful production of vegetative hybrids, although this is denied by both these investigators. Further efforts should be directed not to the testing of the possibility of obtaining vegetative hybrids but to the use of vegetative hybridization in plant breeding, to the improvement of the grafting technique and to the elaboration of the standard environmental conditions for the experiments in vegetative hybridization.

О. А. Семихатова

ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ФОТОСИНТЕЗ

(Получено 7 VI 1960)

С 4 рисунками

Введение

Воздействие температуры на фотосинтез, как и на другие процессы, имеет две стороны — прямое действие и последействие. Отчетливое представление о том, что необходимо строго различать эти стороны, сложилось в начале XX в. (Matthaei, 1904). В дальнейшем действие и последействие температуры на фотосинтез изучались различными путями и различной методикой.

Результаты исследований последействия температуры на фотосинтез имеют очень большое значение не только для понимания механизма изменений, вызванных температурой в клетках растений, но и для выяснения таких практически и теоретически важных вопросов, как вопрос о причинах суточных изменений фотосинтеза в естественных условиях, о границах ареалов отдельных растительных видов, о стойкости ассимиляционного аппарата по отношению к температуре и о координации отдельных функций клеток.

Вместе с тем, по литературе о последействии температуры на фотосинтез не только нет ни одного обзора, но даже нет преемственности между отдельными группами работ. Рассматривая влияние температуры на фотосинтез, Е. Рабинович (1959) в своей сводке также лишь упоминает некоторые статьи этого направления, даже не выделяя вопроса о последействии температуры на фотосинтез. Такое положение несомненно тормозит развитие исследований этого важного направления. Поэтому мы поставили себе целью критически рассмотреть имеющуюся литературу и подытожить все то, что известно в настоящее время о последействии температуры на фотосинтез.

История и основные направления исследований

Первые сведения о характере последействия температуры на фотосинтез растений были получены в работах, которые выявляли самые общие закономерности тогда еще совсем не ясного влияния температуры на процесс ассимиляции, — это работы Крейслера (Kreusler, 1887), Эварта (Ewart, 1896), Маттеи (Matthaei, 1904), Блэкмана (Blackman, 1905), Генричи (Henrici, 1919, 1921) и др. Работам этого периода свойствен широкий охват исследуемого вопроса одновременно с различных сторон, детальное обсуждение результатов, но применяемые методы исследования в большинстве случаев страдали неточностью (например, Эварт работал методом Энгельмана). Поэтому полученные тогда данные нередко нуждались в методически более строгой проверке.

Сложившиеся в дальнейшем отдельные направления в исследовании последействия температуры на фотосинтез берут свое начало от какой-нибудь из работ этого периода. Так, в одно из отдельных направлений, можно, по-видимому, объединить ряд работ, начиная с исследования Генричи, посвященных выяснению причин изменений интенсивности фотосинтеза на протяжении дня.

Проведенные в широком масштабе экологические работы С. П. Костычева и его сотрудников (Костычев и Кардо-Сысоева, 1930; Костычев, Базырина и Чесноков, 1930; Костычев и Берг, 1930; Kostytschew, 1931) обратили внимание физиологов растений на тот факт, что в естественных условиях огромную роль в изменениях фотосинтеза играет последействие факторов внешней среды. Проведенные в дальнейшем многочисленные сопоставления изменений внешних условий — освещенности, влажности, концентрации углекислоты и температуры — с ходом ассимиляции, доказали, что прямым действием этих факторов в большинстве случаев, нельзя объяснить колебания интенсивности фотосинтеза (Schöder, 1932; Drautz, 1935; Neuwohner, 1938, и др.). Представление о связи суточного хода фотосинтеза именно с последействием отдельных факторов внешней среды особенно ярко сформулировано В. А. Бриллиант, писавшей: «Истинная природа суточного хода фотосинтеза может стать понятной лишь тогда, когда мы сможем учесть предшествовавшую подготовку изучаемого растения — то, что немецкие ученые называют его „Vorleben“». В такой же мере это относится к сезонному ходу фотосинтеза, для понимания которого также необходимо иметь в виду всю сложную динамику процесса и, по возможности, учитывать роль «биографического» фактора (Бриллиант, 1940 : 29; Бриллиант и Мириманян, 1937). Экспериментальные поиски этих связей в области последействия температуры оказались наиболее перспективными в крайних условиях обитания растений: в пустынях, горах и высокогорьях (Заленский, 1954; Pisek u. Winkler, 1958; Филиппова, 1959). Так, в работе, проводимой в высокогорных пустынях Памира, Л. А. Филиппова обнаружила, что величина максимальной за день интенсивности фотосинтеза растений и время наступления этого максимума зависят от температуры предшествовавшей ночи. Если ночью был значительный заморозок, фотосинтез снижался, позднее наступал максимум в суточном ходе. Роль температуры при этом доказана и прямым экспериментом с утеплением и охлаждением растений. О влиянии на фотосинтез температуры предшествующей ночи писали также Хейнике и Чилдерс (Heinicke a. Childers, 1936).

Однако основным способом экспериментального подхода к изучению последействия температуры на фотосинтез в работах разбираемого направления является изучение динамики фотосинтеза в искусственно созданных постоянных условиях на растениях, взятых из различных естественных условий: в разные часы дня, с частей растений, отличающихся различной экспозицией (Arnold, 1931; Filzer, 1938). При такой постановке опытов как в постоянных условиях, так и в естественной обстановке наблюдаются определенные изменения интенсивности фотосинтеза. То же было получено при определении дневных изменений фотосинтеза листьев манометрическим методом (Рихтер, Сухоруков и Остапенко, 1945; Малкина-Крупникова, 1951; Горбунова, 1956; Михалева, 1956; Мухина, 1956). Очевидно, что эти изменения вызваны последействием условий, имевших место до включения растения в опыт. К сожалению, в перечисленных работах, так же как и в исследованиях, выполненных целиком в естественных условиях, авторы ограничивались констатацией наличия изменений фотосинтеза в результате последействия комплекса внешних факторов и не проводили изучения характера этого последействия и анализа ведущего фактора. Только И. В. Есипова (1956) определяла в пря-

мом опыте последействие различных высоких и низких температур и затем сопоставляла изменения интенсивности фотосинтеза в постоянных условиях в разные часы дня с полученными данными. Опыты показали, что температуры от 30 до 40° приводят к стимуляции фотосинтеза хлопчатника, а температуры от 40 до 50° снижают ассимиляцию. В соответствии с этим при срезании листьев в полдень в условиях температуры около 43° манометрическое определение фотосинтеза давало значительно меньшую величину, чем утром, и т. д.

Итак, исследование причин дневных изменений ассимиляции растений показало, какую большую роль играет явление последействия внешних факторов, в том числе температуры. Перечисленные выше работы (может быть, кроме последней) не много дали для познания характера последействия температуры, но, постоянно подчеркивая значение последействия, они будили интерес к более глубокому экспериментальному изучению этого вопроса.

Другое, совсем обособленное направление в изучении последействия температуры на фотосинтез формируется после исследований Хардера (Harder, 1924). В работах этого направления появляется представление о так называемой «настройке» (Umstellung) растений на определенные условия температуры. Хардер обнаружил, что растения (*Helodea*, *Fontinalis* и др.), выдерживавшиеся длительное время в условиях низкой температуры (8°), имеют в дальнейшем бо́льшую интенсивность фотосинтеза именно при этой, а не при более высокой температуре, и, наоборот, выдерживавшиеся в тепле растения (при 18°) ассимилируют интенсивнее при этой повышенной температуре, а не при 8°. Хардер считал, что это объясняется способностью растений под влиянием среды сдвигать положение температурного оптимума фотосинтеза, т. е. осуществлять настройку (Umstellung).

Явление настройки представляло особенный интерес в связи с развиваемым Книпом (Kniep, 1914) и Хардером (Harder, 1915) представлением о том, что высокая продуктивность водорослей северных морей объясняется низким положением температурного оптимума фотосинтеза у этих растений, обеспечивающим накопление сухого вещества в условиях холода. Обнаруженная способность растений к настройке наталкивала на вопрос: является ли низкий оптимум фотосинтеза водорослей приспособлением к обитанию на севере, или причиной, препятствующей их распространению в более теплые районы океана. Возникающее таким образом непосредственное отношение температурной зависимости фотосинтеза и настройки к проблеме такой огромной теоретической и практической важности, как проблема ареалов растений, привлекло к себе внимание многочисленных исследователей. В появляющихся работах уточняется общий характер температурной кривой фотосинтеза и особенности этой кривой у различных растений, в частности отыскивается соответствие между положением оптимума фотосинтеза и условиями обитания растений (Ehrke, 1931; Montfort, 1935; Stocker u. Holdheide, 1938; Montfort, Ried u. Ried, 1955, и др.).

Одновременно осуществлялись экспериментальные работы с водными растениями по сдвигу точки температурного оптимума фотосинтеза путем выдерживания растений в тех или иных температурных условиях (Lampe, 1935; Gessner, 1955). Подобные же исследования проводятся с наземными растениями (Beljakoff, 1930; Gassner u. Göetze, 1934; Stålfelt, 1939; Заленский, 1949; Коновалов и Кондруцкая, 1955; Михалева и Коновалов, 1956; Fujiwara a. Suzuki, 1947). В результате этих работ создавалось впечатление, что настройка растений на определенные условия — широко распространенное явление.

Монфор и сотрудники (Montfort, Ried u. Ried, 1957) старались предо-

стеречь от слишком большого увлечения настройкой и доказать ограниченность возможностей растений в этом отношении. К сожалению, в своей экспериментальной работе Монфор и его сотрудники допускают такую постановку опытов, которая делает часть их работы, относящуюся к настройке, неубедительной.[1] Но они совершенно правы, указывая на то, что обнаруженное ими и рядом других цитированных выше авторов соответствие положения оптимума фотосинтеза условиям произрастания еще не доказывает факта настройки. Кстати, такое соответствие имеет место не во всех случаях (Bukatsch, 1935). Что же касается экспериментальных работ, то им всем, включая Хардера, присущ серьезный методический недостаток, а именно: о сдвиге оптимума, который в данном случае является показателем настройки, судят по изменению интенсивности фотосинтеза только при одной-двух температурах, не снимая всей температурной кривой фотосинтеза. Однако эти работы все же сообщают ряд интересных данных о настройке, в частности о необходимой длительности пребывания растений при определенной температуре для получения настройки и др. Так, Гесснер (Gessner, 1955) прослеживал, как постепенно изменяется настройка на низкие температуры у *Hottonia palustris*: выращенное при 5° растение имело при 5° гораздо более высокий фотосинтез, чем при 25°, но при выдерживании в условиях 25° свыше трех дней уже становится заметным постепенное повышение фотосинтеза именно при этой температуре (рис. 1).

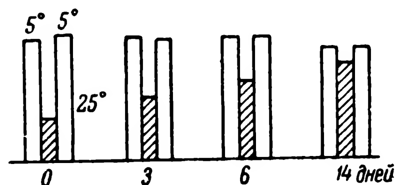


Рис. 1. Изменения фотосинтеза *Hottonia palustris* при 5 и 25° по мере увеличения срока выдерживания при 25°. Растение выращено при низкой температуре (5°). (По Gessner, 1955).

Подводя итоги разбираемому направлению, отметим, что в постановке опытов общей чертой почти для всех работ является испытание температур, не нарушающих процесса фотосинтеза, и использование в качестве показателя последействия температуры сдвига оптимума фотосинтеза. Очевидно, что при этом возможности получения детальных данных о последействии температуры на фотосинтез довольно ограничены. Гораздо больше конкретных сведений по интересующему нас вопросу дало третье направление, в котором последействие температуры на фотосинтез исследовалось в связи со стойкостью растений.

Правда, выделение отдельного направления в данном случае является более формальным, так как, по сути дела, оно еще не сложилось, и между отдельными цитируемыми ниже работами пока почти нет связи. Но вне зависимости от того, проводятся ли определения фотосинтеза с целью охарактеризовать функциональную стойкость растения (Ветухова, 1930; Гашкова, 1939; Montfort, Ried u. Ried, 1955, 1957; Лютова, 1958), или же для того, чтобы судить о степени повреждения клетки (Александров, 1955), или чтобы подойти к причине гибели растений от низкой положительной температуры (Жолкевич, 1955; Незговоров, 1956), от мороза (Самыгин, 1955а, 1955б) или от жары (Зайцева, 1943), — во всех этих случаях последействие температуры на фотосинтез рассматривается в связи со стойкостью растений. По постановке опытов, по подбору объектов, по пределам испытанных температур эти работы резко различаются. Но общим для всего направления является чисто экспериментальный подход к решению вопроса, попытки варьировать длительность воздей-

[1] Они выдерживали объекты длительное время в условиях одинаковой температуры и только потом старались найти соответствие между величиной критической температуры (температуры, приводящей в результате последействия к подавлению фотосинтеза) и температурными условиями произрастания растения.

ствия температуры и (или) определять динамику фотосинтеза после действия температуры.

Постараемся подытожить, что дали для познания последействия температуры на фотосинтез результаты начального периода работ трех перечисленных направлений и отдельных исследований, специально посвященных последействию температуры на различные физиологические процессы растений, в том числе и на фотосинтез.

Результаты исследований последействия температуры на фотосинтез

Рассмотрим прежде всего характер изменений в интенсивности фотосинтеза, отмечаемых более или менее сразу после прекращения воздействия опытной температуры.

Как показали еще ранние работы (Ewart, 1896) и затем подтвердили более новые исследования (Лютова и Фельдман, 1960, и др.), температуры средней части шкалы, близкие к оптимуму фотосинтеза, не приводят в результате последействия к изменениям интенсивности фотосинтеза. Ширина зоны температуры, не вызывающей изменений фотосинтеза, для разных растений различна. Так, по данным Монфора и сотрудников (Montfort, Ried u. Ried, 1957), у водоросли *Rhodomela subfusca* уже 3-часовое воздействие температуры 25° приводило к значительному (25—30%) снижению фотосинтеза, в то время как у *Ulva lactuca* воздействие температуры 32° не вызывало никакого изменения интенсивности ассимиляции.

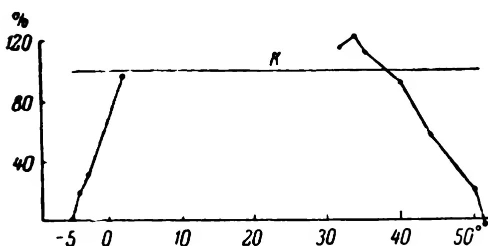


Рис. 2. Изменение степени подавления фотосинтеза хлопчатника под влиянием последействия температуры при постепенном ее увеличении и уменьшении (По И. В. Есиповой, 1955).

к — контроль.

Биологическое состояние и возраст объекта также влияют на величину температуры, приводящей к снижению фотосинтеза. Это было показано, например, А. А. Зайцевой (1943) в опытах с пшеницей. В фазе кущения пшеница выдерживала прогревание при температуре 47° без снижения фотосинтеза; то же воздействие на растения в фазе стеблевания приводило уже к полному прекращению фотосинтеза. Варьируя сроки посева, И. В. Есипова (1959) доказала, что смещение границ неповреждающей фотосинтез температуры зависит не столько от возраста или фазы развития растения, сколько от условий, при которых это развитие происходит.

При более сильном снижении или повышении температуры в результате ее последействия наблюдаются изменения фотосинтеза, причем большинство авторов говорит о снижении интенсивности фотосинтеза. Однако в нескольких исследованиях была обнаружена стимуляция фотосинтеза в результате последействия низкой положительной (Гашкова, 1939) или повышенной (Kennedy, 1940; Есипова 1956) температуры. Стимуляция достигала от 15—20 до 300% от контроля. При дальнейшем повышении температуры фотосинтез снижался.

В работах, где было испытано несколько мелких градаций температуры (Wurmser et Jaquot, 1923; Есипова, 1956), показано, что чем выше температура в условиях опыта (или, наоборот, чем она ниже), тем значительнее процентное снижение фотосинтеза, пока, наконец, происходит полное подавление ассимиляции (рис. 2). Дыхание не подавляется даже той температурой, которая полностью прекращает фотосинтез. Этот

любопытный факт был впервые обнаружен на элодее еще в прошлом столетии (Schutzenberger u. Quinquand, 1873) и затем отмечался целым рядом авторов.

Для сопоставления крутизны снижения фотосинтеза по мере повышения температуры у разных растений данных пока еще не достаточно. Что же касается величины температуры, приводящей к полному прекращению фотосинтеза, то она значительно изменяется от вида к виду (Ewart, 1896; Montfort, Ried u. Ried, 1955, 1957).

Перейдем теперь к описанию того, как полученное в результате последействия температуры подавление (или стимуляция) фотосинтеза изменяются во времени, т. е. рассмотрим последействие температуры на динамику фотосинтеза.

К сожалению, этот вопрос еще очень неполно исследован. Динамика фотосинтеза после воздействия температуры если и прослеживалась, то повторность определений была весьма недостаточной: определения интенсивности проводились в лучшем случае через несколько часов, чаще через сутки после первого определения.

Наиболее детальной в этом отношении работой является исследование над фукусом З. П. Тиховской (1960), в котором, после каждого воздействия температуры, производилось по 4—7 последовательных 30-минутных определений фотосинтеза. Однако полученные низкие интенсивности фотосинтеза как подопытных, так и контрольных растений, и резкие изменения освещенности, в свою очередь влияющие на динамику фотосинтеза, не позволяют по данным и этой работы создать четкое представление о влиянии последействия температуры на динамику ассимиляции.

Ничего еще нельзя сказать и о том, изменяется ли в дальнейшем фотосинтез растений, выдержанных при температуре, не приводящей ни к каким изменениям (по отношению к контролю), сразу по перенесении объекта в условия комнатной температуры. Теоретически возможно, что такие изменения появляются через некоторое время, но это еще не проверено в эксперименте.

Весьма ограничены наши знания и о развитии во времени стимуляции фотосинтеза в результате последействия температуры. Отмеченная О. А. Гашковой (1939) у листьев мандаринов стимуляция уже через 1 час сменялась значительным и длительно сохранявшимся подавлением фотосинтеза. Можно думать, поэтому, что стимуляция имела характер очень кратковременного «взлета» интенсивности фотосинтеза. В тех же условиях у листьев лимона вообще не происходило стимуляции фотосинтеза. Длительно сохранявшуюся но незначительную по абсолютной величине (не более 20%) стимуляцию фотосинтеза наблюдал в некоторых случаях Монфор у водорослей, например у *Ulva lactuca*, у которой сразу по прекращении действия опытной температуры не наблюдалось изменения фотосинтеза. По-видимому, для выяснения возможности получать стимуляцию фотосинтеза в результате последействия температуры нужны дальнейшие исследования.

Понижение интенсивности фотосинтеза, обнаруженное сразу же после прекращения действия температуры в дальнейшем может постепенно уменьшаться, так что под конец ассимиляция подопытных и контрольных объектов совершенно выравнивается. Такое выравнивание после подавления, достигавшего 50% от контроля, наблюдал Л. А. Незговоров (1956) на листьях огурцов. По данным Монфора и сотрудников, подавление фотосинтеза может затем перейти даже в некоторую стимуляцию его. Так, у водоросли *Enteromorpha compressa* сразу после действия температуры 32° фотосинтез был на 20% меньше контроля, а через день — примерно на 18% больше. У *Furcellaria fastigiata* более значительное подавление

фотосинтеза (до 40%) на четвертый день переходило в постепенно возраставшую стимуляцию его (максимальная стимуляция — также около 20%).

Таким образом, подавление фотосинтеза в результате последействия температуры кажется обратимым. Однако в целом ряде случаев Монфор наблюдал, что снижение фотосинтеза, достигавшее сразу после действия температуры 40—60% по отношению к контролю, со временем еще более углублялось, и растение через несколько дней погибало (рис. 3). Постепенно нарастающее подавление фотосинтеза отмечал также Г. А. Самыгин (1955а) на высечках из листьев лимона, подвергнутых временному замораживанию.[1] Вместе с тем Незговоров утверждает, что при всяком, не приводящем к гибели объекта последействии температуры снижение фотосинтеза обратимо. Противоречие между результатами работ Монфора, с одной стороны, и Незговорова, с другой, вероятно только кажущееся, так как последний автор указывал, что в его опытах часть листьев погибала, а свои наблюдения по фотосинтезу он проводил на оставшихся в живых. В самый первый момент после переноса объекта из условий опытной температуры в комнатную, по-видимому, наблюдается значительно более сильное подавление или даже полное прекращение фотосинтеза. Об этом говорят данные Эварта, который на целом ряде объектов не мог обнаружить выделения кислорода, в течение более или менее длительного отрезка времени после воздействия низкой температуры. Монфор и его сотрудники (Montfort, Ried u. Ried, 1955) отмечали у водоросли *Furcellaria fastigiata* после воздействия высокой температуры полное прекращение фотосинтеза в первый день опыта и некоторое восстановление ассимиляции в дальнейшем. Беляковым (Beljakoff, 1930) отмечено, что из ряда последовательных определений фотосинтеза после воздействия температуры первое определение всегда дает самые низкие величины.[2] В определениях других авторов это наибольшее снижение, наблюдающееся в первый момент, вероятно, было пропущено или замаскировано при использовании грубых методов, дающих интегральную величину фотосин-

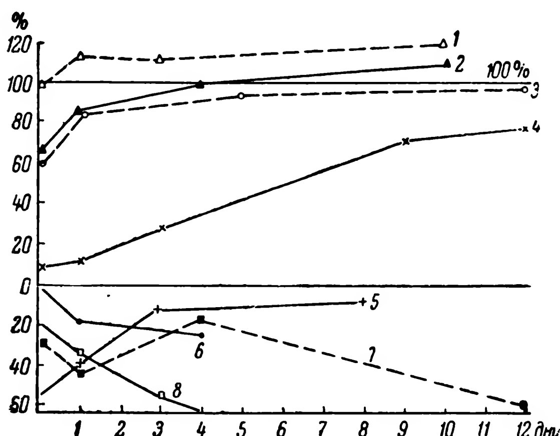


Рис. 3. Динамика фотосинтеза различных водорослей после выдерживания их при температуре 32° в течение 3 часов. (По Montfort, Ried u. Ried, 1957).

1 — *Ulva lactuca*; 2 — *Hildebrandia prototypus*; 3 — *Fucus vesiculosus*; 4 — *Chondrus crispus*; 5 — *Laminaria saccharina*; 6 — *Laminaria digitata*; 7 — *Rhodomela subfusca*; 8 — *Delesseria sanguinea*.

[1] Г. А. Самыгин проводил определения фотосинтеза 1 раз в 7—10 дней на протяжении 4 месяцев после воздействия температуры. По длительности прослеженной динамики фотосинтеза работа Самыгина представляет большой интерес, но его данные, к сожалению, могут быть использованы лишь весьма ограниченно, так как несомненно, что парадоксальный факт увеличения фотосинтеза контрольных листовых высечек после 3 1/2 месяцев пребывания в чашках Петри объясняется методической ошибкой (слишком большая высечка листа, взятая для манометрического определения фотосинтеза).

[2] В своей работе Беляков проводил 3 последовательных пятиминутных определения фотосинтеза и вычислял на их основании среднюю величину, лишь отмечая наличие указанного выше снижения в первый момент.

теза за более длительный отрезок времени. Монфор и сотрудники, проводившие после воздействия температуры в первый день 2—3 определения фотосинтеза, а затем на протяжении 10—12 дней только однократные определения, показали, что восстановление фотосинтеза обычно идет в большем темпе сразу же после переноса объекта в комнатные условия (рис. 3). Этими сведениями, к сожалению, ограничиваются наши знания о характере динамики фотосинтеза после воздействия температуры. Обратимость подавления фотосинтеза доказывает, что при изучении последействия температуры нельзя ограничиваться однократными определениями, а надо снимать кривую динамики фотосинтеза. Однако этот правильный вывод, сформулированный Монфором еще в 1935 г., до сих пор еще не нашел широкого признания.

Как с теоретической, так и с практической точки зрения, очень важно знать, отчего зависит способность растений восстанавливать нормальную интенсивность фотосинтеза после ее временного подавления в результате последействия температуры. Судя по приведенным Монфором с сотрудниками графикам динамики фотосинтеза различных водорослей после воздействия высокой температуры, скорость восстановления фотосинтеза у разных видов различна, но чем она определяется — неизвестно. Только у Л. А. Незговорова (1956), изучавшего влияние охлаждения на фотосинтез листьев огурцов, есть данные о том, что скорость восстановления фотосинтеза зависит от возраста листа: у 4-го еще растущего листа восстановление происходило быстрее, чем у 3-го, закончившего рост. Но эти данные немногочисленны, а длительность применяемых Незговоровым экспозиций усложняет расчленение последействия температуры и чисто возрастных изменений на интенсивность фотосинтеза.

До сих пор мы говорили о последействии температуры безотносительно к длительности выдерживания объекта при опытной температуре. В процессе изложения данных были выявлены следующие показатели, характеризующие последействие температуры на фотосинтез: 1) величина (низкой или высокой) температуры, приводящей к полному (необратимому) повреждению фотосинтеза, 2) величина температуры, только лишь начинающая изменять фотосинтез и 3) степень снижения фотосинтеза в результате последействия данной температуры.

При увеличении длительности воздействия опытной температуры изменяются величины всех этих показателей. Прежде всего, сужаются границы температурной зоны, не изменяющей фотосинтеза, так как смещается температура, начинающая подавлять фотосинтез. Это было показано Кеннеди (Kennedy, 1940) в опытах с хлореллой: при 15- и 30-минутной экспозиции при 40° не наблюдалось подавления фотосинтеза, а 45- и особенно 60-минутное воздействие приводит к существенному снижению количества выделенного кислорода. В работе Вюрмзера и Жако (Wurmser et Jacquot, 1923) 1-минутная экспозиция не снижала фотосинтеза *Ulva lactuca*, в то время как 2-минутная снижала его на 17%. Таким образом, температура, не приводящая к снижению фотосинтеза при короткой экспозиции, начинает подавлять его при более длительном воздействии.

Процентное снижение фотосинтеза в результате последействия температуры также увеличивается с увеличением длительности экспозиции. Так, фотосинтез *Ulva* после 2-минутного прогрева снижался на 17% от контроля (Wurmser et Jacquot, 1923), а после 3-минутного — на 55%, после 5-минутного — на 70% и т. д. То же было получено Кеннеди на хлорелле при увеличении экспозиции от 10—15 до 40—60 минут (рис. 4). При очень длительном воздействии температуры (от 15 часов до нескольких суток), по мнению В. Н. Жолкевича (1955) и Л. А. Незговорова (1956), также по мере удлинения экспозиции увеличивается степень подавления

фотосинтеза. Правда, данные Незговорова показывают, что это мнение справедливо только, если сравнивать интенсивность фотосинтеза подопытных листьев с наблюдавшейся у них исходной интенсивностью; если же сопоставление проводить с фотосинтезом контрольных листьев, который со временем также снижается, то создается впечатление, что степень подавления фотосинтеза остается постоянной. Однако имеющиеся данные о различной длительности воздействия одной температуры еще ничего не говорят о том, как изменяется при этом наклон кривой, изображающей зависимость процентного снижения фотосинтеза от температуры. А знание этих изменений было бы полезно для понимания причин снижения фотосинтеза.

Величина температуры, приводящей к прекращению ассимиляции, также изменяется при увеличении экспозиции. Об этом свидетельствуют опыты Эварта, причем в данном случае, когда нужно обнаружить, есть ли фотосинтез или же его нет, методу Энгельмана можно больше доверять. Позднее принципиально те же результаты были получены Кеннеди: почти полное прекращение фотосинтеза при экспозиции, равной 40 минутам, наступало после действия температуры 45°, а при экспозиции 60 минут — после 40°. Что касается характера динамики фотосинтеза, то, по-видимому, он мало изменяется при увеличении длительности воздействия температуры.

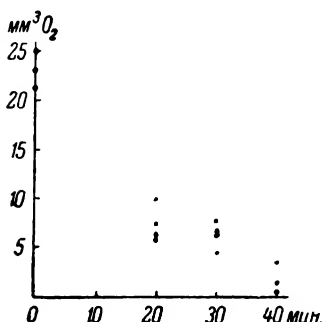


Рис. 4. Изменение степени снижения фотосинтеза хлореллы под влиянием последействия температуры 40° при увеличении экспозиции от 10 до 60 мин. (По Kennedy, 1940).

По оси абсцисс — мм³O_2 в час на 1 мм³ суспензии клеток.

Интересно, как изменяется скорость выравнивания фотосинтеза, сниженного в результате последействия температуры, при увеличении длительности экспозиции. По данным Эварта, чем больше экспозиция, тем дольше не восстанавливается фотосинтез. Из более поздних работ только у Л. А. Незговорова есть опыты с различной длительностью воздействия температуры. Однако взятые им промежутки времени между определениями фотосинтеза, равные 24 часам, оказались слишком большими: за это время при всех экспозициях интенсивность фотосинтеза подопытных листьев полностью выравнивалась с контрольными.

Итак, увеличение экспозиции приводит к усилению последействия, выражающемуся в более раннем (по величине температуры) и более глубоком (по проценту снижения фотосинтеза) повреждении ассимиляционного аппарата. Однако при работе с длительными воздействиями температуры исследователи сталкиваются с интересным явлением повышения повреждающей фотосинтез температуры, т. е. с увеличением стойкости объекта к той области температуры,, в условиях которой выдерживалось растение. Повышение стойкости под действием температуры было обнаружено различными авторами у разных объектов, и о его наличии судили по различным показателям.

Работая на Памире, Л. А. Филиппова (1959) нашла, что в течение периода вегетации параллельно с понижением температуры среды увеличивалась стойкость фотосинтеза ряда растений к отрицательным температурам. Проверка с помощью утепления растений доказала, что увеличение холодостойкости вызвано именно воздействием низкой температуры. В качестве показателя увеличения стойкости использовалось процентное снижение фотосинтеза (по отношению к контролю). В области высокой температуры увеличение стойкости изучала И. В. Есипова (1959). Она

показала, что при выращивании хлопчатника в условиях более высокой температуры увеличивается теплоустойчивость ассимиляционного аппарата — выше становится температура, приводящая к снижению фотосинтеза.

Экспериментальное повышение теплоустойчивости фотосинтеза путем длительного выдерживания объектов в условиях повышенной температуры получили на традесканции М. И. Лютова (1958), а на *Fucus inflatus* — М. И. Лютова и Н. Л. Фельдман (1960).

Некоторое изменение устойчивости фотосинтеза к температуре в связи со сменой времен года обнаружили Монфор с сотрудниками (Monfort, Ried u. Ried, 1957) у *Laminaria digitata* и *Delesseria sauguinea* и З. П. Тиховская (1960) у *Fucus vesiculosus*.

Общим для всех этих работ является суждение об увеличении стойкости растений на основании показателей, характеризующих последействие температуры на фотосинтез. Действительно, растения, длительно выдерживающиеся или вообще произрастающие в определенных температурных условиях, затем подвергались кратковременному воздействию различных крайних температур, после чего в обычных условиях, близких к комнатным, измерялась интенсивность фотосинтеза. Определялось процентное снижение фотосинтеза или находилась температура уже снижающая фотосинтез и (или) полностью его прекращающая.

Очень близки к этим работам отмеченные выше, как целое направление, исследования по настройке растений на условия обитания. В работах Хардера, Гесснера, Лампе и других точно так же растения, обитавшие или выдерживавшиеся при одной определенной температуре, затем помещались в условия другой, как бы «проявочной» температуры. Но в этих работах фотосинтез определялся не после воздействия проявочной температуры, а во время его, и поэтому о влиянии условий предварительного выдерживания растений судят по показателям, характеризующим прямое действие температуры, обычно по положению оптимума фотосинтеза. Сдвиг оптимума в сторону той температуры, в условиях которой растения находились длительное время, свидетельствовал о настройке.

До сих пор еще нет экспериментальной проверки соотношений между явлениями сдвига величины оптимальной для фотосинтеза температуры и сдвига величины температуры, повреждающей фотосинтез. Вместе с тем, чтобы понять сущность этих явлений необходимо прежде всего выяснить, насколько тесно они связаны между собой, т. е. установить, возможно ли изменить значение повреждающей фотосинтез температуры без изменения положения температурного оптимума. Конкретных сведений как о настройке, так и о сдвиге повреждающей фотосинтез температуры еще очень мало. Поэтому при описании этих явлений, так же как и во всем приведенном выше обзоре, приходится больше ставить и формулировать наметившиеся вопросы, чем отвечать на них точными данными.

Заключение

В своем изложении мы не разграничивали такие серьезные вопросы, как последействие низкой и высокой температуры, как результат воздействия температуры в темноте и на свету, воздействие на низшие и высшие растения и т. д. Вместе с тем несомненно, что воздействие низкой температуры может иметь свою специфику хотя бы вследствие влияния образования льда. Подтверждение априори допустимого различного влияния температуры на растение в темноте и на свету можно найти в некоторых данных у В. А. Бриллиант (1940). В. Я. Александров (1955) и его сотрудники (Лютова и Фельдман, 1960) находят принципиальные различия в способности к настройке клеток у высших растений и у водорослей. Однако данных по этим вопросам еще слишком мало.

Подводя итоги проделанной работе, приходится сделать вывод, что исследование последействия температуры на фотосинтез, несмотря на свое большое значение и уже длительную историю, находится только еще на самой первой ступени развития — выясняются самые общие закономерности. Так, например, ясно, что воздействие крайней высокой и крайней низкой температуры приводит к более или менее длительному снижению фотосинтеза. Это снижение может быть обратимым, но может и прогрессивно увеличиваться до полной потери растением способности к ассимиляции и гибели его. При кратковременном воздействии температуры, еще не повреждающей клеток, возможна стимуляция фотосинтеза. Восстановление фотосинтеза, сниженного после воздействия температуры, идет быстрее в первые моменты и продолжается затем до полного восстановления в течение длительного времени, но с меньшей скоростью. Увеличение времени воздействия температуры (во всяком случае при изменении экспозиции в пределах одного часа) вызывает углубление последействия температуры — происходит более раннее снижение фотосинтеза и наблюдается большая степень его подавления. При длительном выдерживании растения в условиях определенной, повышенной или пониженной, температуры может наблюдаться увеличение стойкости фотосинтеза по отношению к температуре соответствующей зоны шкалы и перемещение точки температурного оптимума фотосинтеза. Способность к такой настройке у разных растений выражена в различной степени.

Вот краткая сводка того, что мы знаем сейчас о последействии температуры на фотосинтез. Совершенно очевидно, что знания, имеющиеся пока в нашем распоряжении, еще очень неполны. Они недостаточны с точки зрения практики, так как пока еще не создают основы для понимания причин суточных изменений хода фотосинтеза и увеличения стойкости ассимиляционного аппарата растений. Равным образом они не разрешают и теоретических проблем, касающихся последействия температуры на фотосинтез, в частности не дают возможности подойти с помощью кинетического анализа к пониманию механизма повреждения фотосинтеза под действием температуры. С этой точки зрения первоочередной задачей исследований последействия температуры на фотосинтез является детальное изучение динамики фотосинтеза после прекращения температурного воздействия и установление зависимости этой динамики от ряда внешних и внутренних условий и прежде всего от освещенности, концентрации углекислоты и интенсивности дыхания. Кроме того, необходимо думать о методических подходах к тому, чтобы изучение последействия температуры на фотосинтез проводить параллельно с анализом структурных изменений, происходящих в клетках. Подобный анализ мог бы не только выяснить «тонкое место» механизма фотосинтеза по отношению к температуре, но и способствовать развитию всей горячо обсуждаемой в настоящее время проблемы связи этой функции клеток со структурой.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1955). Цитологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV (Экспериментальная ботаника), 10 : 309—355. — Бриллиант В. А. (1940). О зависимости фотосинтеза от предшествующих условий. Сов. бот., 4 : 28—31. — Бриллиант В. А. и В. А. Мириманян. (1937). К вопросу о сезонных изменениях фотосинтеза у лимона в связи с влиянием зимних покрышек. Сов. бот., 3 : 54—63. — Ветухова А. О. (1930). Вплив низьких температур на фізіологичного процесса у різних сортов озимоі пшениці. Вісник прикл. бот., 3—4 : 23—42. — Гашкова О. А. (1939). Влияние резких колебаний температуры на физиологию лимона и мандарина. Сов. субтропики, 11 : 33—34. — Горбунова Г. С. (1956). Изменения фотосинтеза и некоторых других физиологических процессов в онтогенезе растений в связи с различными условиями среды. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV (Экспериментальная ботаника), 11 : 165—207. — Есипова И. В. (1956). Последействие

высоких и низких температур на газообмен хлопчатника. Дисс., Бот. инст. АН СССР.— Е с и п о в а И. В. (1959). Последействие высоких и низких температур на фотосинтез хлопчатника. Физиолог. раст., 6, 1 : 104—106. — Ж о л к е в и ч В. Н. (1955). К вопросу о причинах гибели растений при низких положительных температурах. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, 9 : 3—58. — З а й ц е в а А. А. (1943). Влияние сверхоптимальных температур на воздушное питание пшеницы. Бот. журн. СССР, 28, 3 : 97—102. — З а л е н с к и й О. В. (1949). Изменения зависимости фотосинтеза от температуры на протяжении вегетационного периода растений. Сообщ. Таджикск. фил. АН СССР, 17 : 3—7. — З а л е н с к и й О. В. (1954). Фотосинтез растений в естественных условиях. Вопросы бот., 1 : 59—87. — З а л е н с к и й О. В. (1955). Фотосинтез и морозоустойчивость сельскохозяйственных растений в условиях высокогорий Памира. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV (Экспериментальная ботаника), 10 : 194—227. — К о н о в а л о в И. Н. и Н. В. К о н д р у ц к а я. (1955). Изменения физиологических процессов растений в связи с акклиматизацией. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV (Экспериментальная ботаника), 10 : 101—138. — К о с т ы ч е в С. Н., Е. Н. Б а з ы р и н а и В. А. Ч е с н о к о в. (1930). Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в заполярной зоне. Изв. АН СССР, 7 : 599—610. — К о с т ы ч е в С. П. и В. А. Б е р г. (1930). Исследования над суточным ходом фотосинтеза на Черноморском побережье. Изв. АН СССР, 7 : 611—630. — К о с т ы ч е в С. П. и Е. К. К а р д о - С ы с о е в а. (1930). Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии. Изв. АН СССР, 7 : 498—647. — Л ю т о в а М. И. (1958). Изучение фотосинтеза на клетках с экспериментально повышенной устойчивостью. Бот. журн., 2 : 283—287. — Л ю т о в а М. И. и Н. Л. Ф е л ь д м а н. (1960). Исследование способности к температурной адаптации у некоторых морских водорослей. Цитология, 2,6. — М а л к и н а - К р у п н и к о в а Т. А. (1951). Сравнительно-физиологические особенности луговых ксерофитов и мезофитов. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV (Экспериментальная ботаника), 8 : 35—105. — М и х а л е в а Е. Н. (1956). Особенности связи газообмена с накоплением сухой массы растений в различных условиях их выращивания. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV (Экспериментальная ботаника), 11 : 116—164. — М и х а л е в а Е. Н. и И. Н. К о н о в а л о в. (1956). К вопросу о приспособительном изменении газообмена у растений грецкого ореха при акклиматизации. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV (Экспериментальная ботаника), 11 : 47—61. — М у х и н а В. А. (1956). Некоторые данные по исследованию фотосинтеза наземных растений манометрическим методом. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV (Экспериментальная ботаника), 11 : 225—240. — Н е з г о в о р о в Л. А. (1956). Последействие низких положительных температур на фотосинтез теплолюбивых растений. Физиолог. раст., 3, 6 : 527—533. — Р а б и н о в и ч Е. (1959). Фотосинтез. — Р и х т е р А. А., К. Т. С у х о р у к о в и Л. А. О с т а п е н к о. (1945). Состояние листа и фотосинтез. ДАН СССР, 45, 1 : 71—74. — С а м ы г и н Г. А. (1955а). О причинах гибели растений от мороза. Журн. общ. биолог., 16, 1 : 23—36. — С а м ы г и н Г. А. (1955б). Последействие отрицательных температур на фотосинтез. Физиолог. раст., 2, 3 : 235—238. — Т и х о в с к а я З. П. (1960). Последействие температуры на фотосинтез, дыхание и продуктивность *Fucus vesiculosus* в Баренцевом море. Бот. журн., 8. — Ф и л и п п о в а Л. А. (1959). Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV (Экспериментальная ботаника), 13 : 64—90. — A r n o l d A. (1931). Der Verlauf der Assimilation von *Helodea canadensis* unter konstanten Außenbedingungen. Planta, 13, 2 : 529—575. — B e l j a k o f f E. (1930). Über den Einfluss der Temperatur auf die Kohlensäureassimilation bei zweiklimatischen Pflanzenrassen. Planta, 11 : 727—764. — B l a c k m a n F. F. (1905). Optima and limiting factors. Ann. Bot., 19 : 281—295. — B u k a t s c h. (1935). Beiträge zur Kenntnis der Kohlensäureassimilation durch Süßwasseralgen. Jahrb. wiss. Bot., 81 : 419—447. — D r a u t z R. (1935). Über die Wirkung ausser und inner Faktoren bei der Kohlensäureassimilation. Jahrb. wiss. Bot., 82 : 171—232. — E h r k e G. (1931). Über die Wirkung der Temperatur und des Lichts auf Atmung und Assimilation einiger Meeres- und Süßwasseralgen. Planta, 13, 2—3 : 221—310. — E w a r t A. J. (1896). On assimilatory inhibition in plants. Journ. Linn. Soc. (London), Botany, 31 : 364—461. — F i l z e r P. (1938). Das Mikroklima von Bestandesrändern und Baumkronen und seine physiologischen Rückwirkungen. Jahrb. wiss. Bot., 86 : 228—314. — F u j i w a r a A. a. M. S u z u k i. (1957). Studien on the carbon metabolism in the higher plants. 1. On the newly deviced apparatus for the measurement of the photosynthesis. Tohoku J. Agric. Res., 7, 4 : 383—389. — G a s s n e r G. u. G. G ö e z e. (1934). Über den Einfluss der Anzuchttemperatur auf Assimilation, Chlorophyllgehalt und Transpiration junger Getreideblätter. Ber. deutsch. Bot. Gesellsch., 52(7) : 321—335. — G e s s n e r F. (1955). Hydrobotanik. (Die physiologischen Grundlagen der Pflanzenverbreitung im Wasser). I. Energiehaushalt. Berlin. — H a r d e r R. (1915). Beiträge zur Kenntnis des Gazwechsels der Meeresalgen. Jahrb. wiss. Bot., 56 : 254. — H a r d e r R. (1924). Über die Assimilation von Kälte- und Wärmeindividuen der gleichen Pflanzenspecies. Jahrb. wiss. Bot., 64 : 169—200. — H e i n i c k e A. J. a. N. F. C h i l d e r s. (1936). Influence of respiration on the daily rate of Photosynthesis of entire apple

trees. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 34 : 142—144. — Henrici M. (1919). Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. Verh. naturf. Gesellsch. Basel, 30 : 43—136. — Henrici M. (1921). Zweigipflige Assimilationskurven. Mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinenphanerogamen Schattenpflanzen und Flechten. Verh. Naturf. Gesellsch. Basel, 32 : 107—171. — Kennedy S. R. (1940). The influence of magnesium deficiency, chlorophyll concentration and heat treatments on the rate of photosynthesis of chlorella. Amer. Journ. Bot., 27, 2 : 68—73. — Kniep H. (1914). Über die Assimilation und Atmung der Meeresalgen. Rev. gesamt. Hydrobiol. u. Hydrograph., 7, 1 : 635. — Kostytschew S. (1931). Die neue Vorstellung von der Photosynthese. Planta, 13 : 778—782. — Kreusler V. (1887). Beobachtung über die Kohlensäure-Aufnahme und Ausgabe der Pflanzen. Landwirtsch. Jahrb., 16 : 711—755. — Lampe H. (1935). Die Temperatureinstellung des Stoffgewins bei Meeresalgen als plasmatische Anpassung. Protoplasma, 23, 4—6. — Matthaei G. L. C. (1904). IV Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. On the effect of temperature on carbon-dioxide assimilation. Phil. Transact. Royal. Soc., serie B, 197 : 47—105. — Montfort C. (1935). Zeitphasen der Temperatur Einstellung und jahreszeitliche Umstellungen bei Meeresalgen. Ber. deutsch. bot. Gesellsch., 53 : 651—674. — Montfort C., A. Ried u. I. Ried. (1955). Die Wirkung kurzfristiger wärmer Bäder auf Atmung und Photosynthese im Vergleich von Eurythermen und Kaltstenothermen Meeresalgen. Beitr. Biol. Pflanz., 31 : 349—375. — Montfort C., A. Ried u. I. Ried. (1957). Abstufungen der funktionellen Wärmeresistens bei Meeresalgen in ihren Beziehungen zu Umwelt und Erbgut. Biol. Zentralblt., 76, 3 : 257—289. — Neuwohner W. (1939). Der tägliche Verlauf von Assimilation und Atmung bei einigen Halophiten. Planta, 28, 4 : 644—679. — Pisek A. u. E. Winkler. (1958). Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedener Höhenlage und der Zurbe (*Pinus cembra* L.) an der Alpinen Waldgrenze. Planta, 51, 4 : 518—543. — Schöder A. (1932). Über die Beziehungen des Tagesgangs der Kohlensäureassimilation von Freilandpflanzen zu den Aussenfactoren. Jahrb. wiss. Bot., 76 : 441—481. — Schutzenberger P. et F. Quinquand. (1873). Sur la respiration des végétaux aquatiques immerges. Compt. Rend. Al. Sc., 77 : 272—275. — Stålfeld M. G. (1939). Der Gasaustausch der Flechten. Planta, 29, 1 : 11—31. — Stocker O. u. W. Holdheide. (1938). Die Assimilation Helgoländer Gezeiten-algen während der Ebbezeit. Zeitschr. f. Bot., 32 : 1—59. — Wurmser R. et R. Jacquot. (1923). Sur la relation entre l'état physique du protoplasma et son fonctionnement. I. Photosynthèse. Bull. Soc. Chim. Biol., 5, 4 : 305—315.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE AFTER-EFFECT OF TEMPERATURE ON PHOTOSYNTHESIS

By O. A. Semikhatova

SUMMARY

The article comprises a survey of literature on the after-effect of temperature on photosynthesis. The history of research-work devoted to this problem is elucidated and the main directions of the investigations of this problem are outlined. The first direction is the investigation of the effect of the environmental factors on photosynthesis. It has only established the existence of the after-effect of temperature on photosynthesis and shown its significance. The second direction is associated with the name of Harder. It includes the investigations of the position of the temperature optimum for photosynthesis in relation to temperature conditions of long exposure or cultivation of plants.

The third direction includes the investigations in which the photosynthesis was used as a characteristic of the resistance of plants to temperature. This direction has contributed a great deal to the knowlege of the after-effect of temperature on photosynthesis.

The following main phenomena concerning the after-effect of temperature on photosynthesis have been hitherto established:

The exposure to low as well as to high temperatures results in a more or less long-lasting suppression of photosynthesis that is either reversible or progressively increasing up to the complete loss of the photosynthesis capacity and finally to the death of the plant. A short exposure to moderately high temperature not injurious to the cells may

even raise the rate of photosynthesis. The recovery of the normal rate of photosynthesis after the suppression induced by the extreme temperatures is more rapid immediately after the exposure and slows down subsequently.

With the increase of the duration of exposure the suppression of photosynthesis is enhanced and less extreme temperatures are required to induce the suppression. A long exposure to a definite low or high temperature may result in the increase of the resistance of photosynthesis to the temperatures of this particular section of the temperature range (hardening); the shifting of the optimal temperature for photosynthesis was also observed. The capacity of such changes is different in different plants.

The insufficiency of our present knowlege of the after-effect of temperature on photosynthesis is obvious. The directions of the further investigation of the problem are projected in the article.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

М. В. Марков

ПОЛЕВОЙ СПОСОБ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СКОРОСТИ АКТИВНОЙ ПОДАЧИ ВОДЫ КОРНЕМ ПО КОЛИЧЕСТВУ ВЫТЕКАЮЩЕЙ ПАСОКИ

При изучении водного режима растений необходимо учитывать количество поступающей в растение воды, скорость перемещения ее по растению, формы воды в растении (вода общая, свободная, коллоидно и осмотически связанная) и, наконец, скорость потери воды растением. Только в этом случае можно будет получить относительно правильное представление о водном балансе растения. Важно при этом изучать и анатомо-морфологическую структуру растения, поскольку она оказывает влияние как на приходную, так и на расходную часть водного баланаса. Применяемые физиологами методы определения указанных выше показателей водного режима растения далеко не всегда могут быть использованы в поле при проведении массовых наблюдений, так как они или требуют лабораторной обстановки (определение формы воды в растении), либо являются мешкотными и в связи с этим неудобными для работы в поле. Последнее касается и метода определения корневого давления по количеству выделяемой растением пасоки.

Согласно «Практикуму по физиологии растений» (Сказкин, Ловчиновская, Красносельская, Миллер, Аникиев, 1953 г.), при определении корневого давления растение срезается на 3 см от поверхности земли и на срезанный пенек надевается короткая каучуковая трубка. Последняя соединяется с небольшим отрезком стеклянной трубки. В каучуковую трубку (перед тем как в нее вставляется стеклянная) наливается немного воды (уровень ее в стеклянной трубке отмечается резиновым колечком или восковым карандашом). Затем растение обильно поливается водой и ведется наблюдение за изменением положения воды в трубке. Выделяющуюся жидкость можно собрать, для чего к каучуковой трубке присоединяется стеклянная трубка с оттянутым и согнутым концом, который опускается в пробирку, куда и стекает сок растения. Еще сложнее установка, рекомендуемая «Практикумом» для проведения наблюдений над корневым давлением у растений.

Все это делает предлагаемые «Практикумом» методы определения корневого давления растений непригодными для работы в поле, особенно если перед исследователем стоит задача определить это давление одновременно у многих растений непосредственно в условиях растительного сообщества. Учитывая сказанное, автор настоящей статьи, исследуя взаимоотношения между растениями в простых фитоценозах, применил следующий метод, позволяющий не только определить количество выделяемой растением пасоки в единицу времени, но и скорость перемещения воды по водопроводящим путям (по ксилеме) растения, скорость активной подачи воды корнем. Метод чрезвычайно прост и позволяет произвести соответствующие определения одновременно у значительного числа растений. Согласно предлагаемому методу, определение количества вытекающей пасоки производится следующим образом.

До начала работы в поле изготовляются из тонкого пергамента или пергаментной бумаги стаканчики, высота которых равна 5 см и диаметр немного превышает диаметр стебля того растения, у которого предполагается определять скорость активной подачи воды корнем. В стаканчик вкладывается примерно до высоты 2 см гигроскопическая вата, которая сверху покрывается кружком из фильтровальной бумаги. Такие стаканчики, заготовленные заранее, подсушиваются в сушильном шкафу, нумеруются, взвешиваются на торзионных или технических весах, причем веса отмечаются в специальной ведомости и непосредственно на самих стаканчиках. До начала полевых наблюдений стаканчики хранятся в эксикаторе.

Полевые наблюдения ведутся или рано утром, тотчас же после исчезновения росы с поверхности растения, или вскоре после дождя, после подсыхания поверхности растения. При постановке опытов опытные растения срезаются на высоте 5 см от поверх-

ности почвы, и образовавшийся пенек немедленно покрывается стаканчиком, причем одновременно отмечается время начала опыта. Спустя 1 час стаканчики снимаются с пеньков (последовательность снятия та же, что и последовательность надевания на пеньки) и немедленно завертываются у открытого конца, чтобы исключить возможность потери воды, поглощенной при вытекании ее с поверхности среза пенька фильтровальной бумагой и ватой, и взвешиваются. Определение веса стаканчика после опыта позволяет определить вес пасоки, вытекшей из пенька растения в течение одного часа. Вес вытекшей пасоки будет равен весу стаканчика после опыта минус вес стаканчика до опыта. Ввиду того, что фильтровальная бумага и гигроскопическая вата будут поглощать (и отчасти отсасывать) воду, выделяющуюся из пенька, условия передвижения воды в пеньке будут значительно ближе к тем, которые имеют место в растении, по сравнению с условиями, которые создаются при постановке опыта согласно указаниям «Практимума по физиологии растений».

После прекращения опыта верхняя часть пенька срезается для определения поверхности всего среза и поверхности срезанной ксилемы. Определение поверхности всего среза позволяет определить, какое количество выделенной пасоки приходится на 1 кв. мм поверхности среза (в среднем), если же разделить количество выделенной в течение 1 часа пасоки на поверхность поперечного среза ксилемы, то можно будет определить количество пасоки, проходящей через 1 кв. мм поперечного сечения ксилемы, т. е. скорость активной подачи воды корнем.

Описанный нами метод дает возможность получить некоторые показатели, позволяющие судить о той роли, которую играют отдельные компоненты фитоценоза в поглощении почвенной влаги и в иссушении почвы. Применение этого метода в чистых посевах культурных растений дает возможность судить об особенностях поглощения воды растениями хорошо, средне и плохо развитыми и тем самым установить одну из причин дифференциации растений в посевах и причины самоизреживания их. В качестве примера можно привести данные, полученные нами при изучении взаимоотношений между растениями в чистых посевах подсолнечника (таблица).

Определение скорости активной подачи воды корнем у разных растений

Растения		Вытекло пасоки за 1 час (в г)	Поверхность поперечного среза пенька (в кв. мм)	Поверхность поперечного среза ксилемы (в кв. мм)	Вытекло пасоки на 1 кв. мм: поверхности среза пенька (в г)	Вытекло пасоки на 1 кв. мм: поперечного среза ксилемы (в г)
Хорошо развитые	1-е	7.35	144.6	27.3	0.05	0.27
	2-е	6.74	175.9	45.5	0.04	0.14
	3-ье	7.46	128.2	64.1	0.06	0.11
Средние по развитию	1-е	8.03	152.9	29.8	0.06	0.27
	2-е	7.92	192.8	40.3	0.04	0.20
	3-ье	6.14	152.3	39.7	0.045	0.15
Плохо развитые	1-е	5.82	128.7	19.6	0.045	0.30
	2-е	2.31	53.1	9.2	0.04	0.25

Таблица говорит о том, что индивидуальные особенности растений выступают особенно резко при определении количества пасоки, протекающей в течение одного часа через 1 кв. мм поперечного сечения ксилемы растения. Пересчет вытекающей пасоки на 1 кв. мм всего поперечного сечения стебля дает в этом отношении несравненно меньше.

Рекомендуемый метод определения скорости активной подачи воды корнем растения естественно требует дальнейшего усовершенствования, однако уже и сейчас можно его широко применять, поскольку он позволяет получить достаточно точное представление о количестве вытекающей пасоки в единицу времени одновременно у многих растений.

Казанский государственный университет
им. В. И. Ульянова-Ленина.

(Получено 8 II 1960).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

А. С. Бондарцев

ИСКОПАЕМЫЙ ГРИБ ИЗ РОДА *CANODERMA*

С 3 рисунками

В конце 1959 г. нами были получены от геолога О. М. Петрова несколько слегка обуглившихся остатков — кусков плодового тела какого-то трутового гриба, найденных в осыпи песка на Чукотском полуострове.

Из сведений, любезно сообщенных О. М. Петровым, явствует, что этот гриб найден в толще доледниковых отложений, которые содержат массовые включения обломков древесины и шишки хвойных, в обнажении на правом берегу р. Верумкувээм, в 25 км от оз. Койнатхун. В данном месте река интенсивно подмывает берег и



Рис. 1. Вид остатков ископаемого гриба сверху; на одном куске корка не сохранилась. (Натур. вел.).

на крутом обрыве до 8—10 м высотой обнажаются разнозернистые серые и коричневые пески, сильно слюдистые, с остатками древесной растительности в виде обломков стволов, веток и шишек. В песках имеются прослои и линзы до 1.0 м мощностью черной органической массы, состоящей из мельчайших растительных остатков.

Из этого обнажения в 1954 г. П. И. Дорофеев определил шишки ели, сходные с *Picea anadyrensis* Kryscht., но плохая сохранность их, по его мнению, не исключала возможности, что шишки принадлежат *P. obovata* Ldb.

В настоящее время, на основании определения шишек и спорово-пыльцевого анализа, представляется несомненным, что возраст данной толщи соответствует концу плиоцена—началу плейстоцена. Замечу еще, сообщает О. М. Петров, что в Койнатхунской депрессии доледниковые отложения залегают под мореной, возраст которой не моложе среднечетвертичного, а на восточном берегу залива Креста аналогичные пески с остатками древесины перекрыты морскими осадками нижнечетвертичного возраста, т. е. не менее 1 000 000 лет.

Рассматривая полученные остатки гриба, легко заметить, что они принадлежат какой-то части шляпки, так как на двух из них видна обломанная и забитая песком боковая поверхность разлома.

Всего передано нам 5 довольно крупных кусков от 3 до 5 см длины, около 3 см ширины и около 2—3 см толщины, а также 4 кусочка длиной около 0.5—1 см. У четырех из этих кусков можно видеть остатки корки с поверхности шляпки, довольно хорошо сохранившейся: она серовато-умбрового цвета, покрыта радиальными и зональными трещинками, образующими почти правильные квадратики, стороны которых равны в среднем 5—7 мм (рис. 1).



Рис. 2. Поперечный разлом шляпки ископаемого гриба; видна ткань и трубочки. (Увел. 2).

Если разложить эти куски на листе бумаги, стараясь составить из них правильную фигуру какой-то части бывшей шляпки гриба, обвести их границы и мысленно добавить недостающую ее часть, то получится примерный контур плоской шляпки гриба около 15—19 см ширины, 10—12 см длины— это вероятное расстояние от точки прикрепления ее до наружного края, при толщине у самого края 0.7(1) см. Таковы примерные размеры плодового тела трутовика в момент отделения его от ствола дерева, на котором оно росло.

Что же касается внутренних элементов плодового тела гриба, то они очень хорошо сохранились: на всех кусках можно ясно видеть трубочки и сверху них слой ткани (трамы) шляпки; окрашены трубочки и ткань в темно-умбровый цвет. Трубочки с намеком двухслойности, у края длиной 5—7 мм, а у основания шляпки 2 см; ширина их в среднем 0.17—0.2 мм, или 5—6 на 1 мм (рис. 2). Толщина ткани у края шляпки 3—4 мм, а у ее основания 8—10 мм; трутовидная консистенция ее довольно хорошо сохранилась.

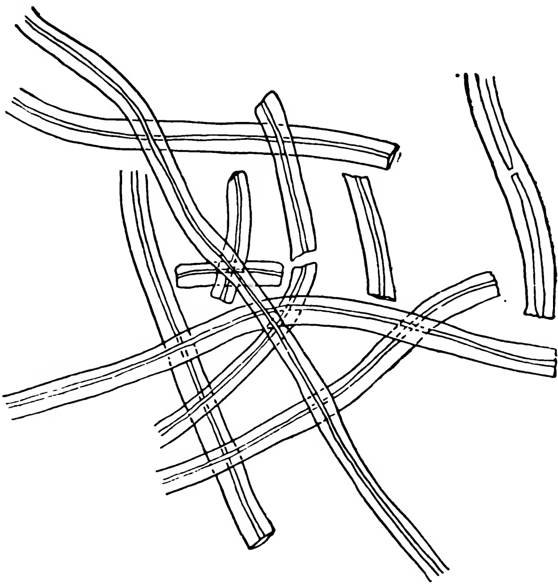


Рис. 3. Гифы ткани шляпки ископаемого гриба. (Увел. 600).

Микроскопическое исследование дало следующие результаты: гифы ткани шляпки коричнево-бурые, толстостенные, с узким просветом до сплошных, 5 (6), редко 8 μ в диаметре, слабо изогнутые, ясного ветвления их не наблюдалось; длина отдельных обломков у этих гиф достигала 200—250 μ (рис. 3). Гифы стенок трубочек в общем такие же, но более тонкие, 3—4 μ в диаметре, с очень редкими перегородками. Кроме них можно было заметить очень тонкие гифы, не более 1.5—2 μ толщины, по-видимому ветвящиеся, тонкостенные, густо расположенные, местами уже разрушившиеся и поэтому трудно рассматриваемые, бледно-ржавого цвета. На некоторых разрезах удавалось видеть, как по ним проходят ясные, почти параллельно расположенные, переплетающиеся между собою, темно-бурые, толстостенные гифы, 3—4 μ в диаметре, о которых говорилось выше. Длина отдельных обломков гиф достигала 150—200 μ, а в большинстве случаев они имели вид как бы «пыли», покрывающей все поле зрения микроскопа, что говорит о их ломкости и

непрочности из-за обугливания. Щетинок и щетинковидных гиф наблюдать не приходилось, да их и не должно быть.

На одном препарате удалось заметить две споры, контуры которых очень напоминают споры современных представителей рода *Ganoderma*, но характерной структуры их оболочки рассмотреть не удалось; их размеры 7—7.5×4—4.5 μ. Еще раза два удавалось наблюдать по одной подобной же споре величиной 8×4.5 μ. Мы все же считаем принадлежность этих спор к данному грибу сомнительной, ясных и четких спор на других препаратах нигде не было замечено, что, впрочем, вполне понятно, так как чрезвычайно большое количество очень мелких обломков гиф затрудняло поиски спор.

Сопоставляя полученные данные с диагнозами трутовых грибов, мы видим, что данный гриб как по макроскопическому описанию, так и особенно по микроскопическим признакам более всего близок к современному виду *Ganoderma applanatum* (Pers. ex Fr.) Pat., широко распространенному на живых и чаще мертвых стволах лиственных пород и, как исключение, встречающемуся и на хвойных породах.

И. А. Шилкина, определяя образцы древесины, полученные ею от О. М. Петрова из этих же мест, не обнаружила остатков лиственных пород, что, по ее мнению, однако, не является признаком отсутствия этих пород в пункте нахождения гриба, так как древесина хвойных пород сохраняется значительно лучше. В то же время не исключена и другая возможность, а именно та, что в далеком прошлом гриб *Ganoderma applanatum* встречался не менее часто и на хвойных породах.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 8 VI 1960).

И. М. Ряднова

КАЧЕСТВЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПЛОДОВЫХ ПОЧКАХ В ЗИМНИЙ ПЕРИОД

Обмерзания плодовых деревьев носят в течение последних тридцати лет массовый характер и охватывают огромные районы, в основном на юге СССР.

Это заставляет обратить особое внимание на вопросы создания плодовым деревьям условий благоприятной зимовки. В южной части Советского Союза последние зимы складывались чрезвычайно своеобразно. Устойчивость пород варьировала. Так, если в зиму 1949/50 г. в Приазовской части Краснодарского края погибло большинство насаждений абрикосов и совсем не пострадали яблони, то в зиму 1953/54 г. очень сильно пострадали яблони и почти без повреждений скелетной части оказались абрикосы и персики.

Мы изучали с 1936 г. поведение плодовых деревьев зимой в различных местах Краснодарского края. У растений умеренного климата на протяжении тысячелетий выработалось резко выраженное свойство прекращать рост в связи с наступлением периода похолодания. Е. П. Коровин (1949) отмечает, что период покоя у древесных растений умеренной зоны возник в процессе продвижения тропической флоры на север, являясь защитой от неблагоприятных внешних условий. Ильинский А. П. (1937) делает вывод, что у древесных пород зимний покой тем глубже, чем он раньше появился в данной группе, чем он филогенетически древнее. П. А. Генкель и Е. З. Окнина (1952) выступили в последние годы с теорией покоя как процесса обособления протоплазмы клеток. До этой последней работы было принято изучать покой только у плодовых почек и отрицать состояние покоя в других частях растения (Denny a. Stanton, 1925; Молиш, 1932).

Мы изучали покой у деревьев сливы, черешни, персика и абрикоса. Методика изучения покоя плодовых и листовых почек и побегов была следующей: проращивание в теплице срезанных побегов, учет состояния плазмодесм, обособления протоплазмы, характера плазмолиза и микрохимический анализ динамики крахмала, сахаров, жиров и липоидов.

Как известно, отдельные части плодовых деревьев входят в состояние покоя и выходят из него независимо одна от другой. Например, в клетках букетных веточек черешен уже в августе отмечается уменьшение числа клеток, имеющих плазмодесмы, клетки же ростового побега имеют в это же время нормальные плазмодесмы.

В сентябре бо́льшая часть клеток букетных веточек черешен не имела плазмодесм, в ростовых же побегах во всех клетках листовых и плодовых почек они сохранились; интересно отметить, что у сортов, резко различающихся по зимостойкости, отсутствие плазмодесм было одинаковым и по годам лишь слабо варьировало. Это значит, что не одни внешние условия решают сроки конца роста (отсутствие плазмодесм), а решающим надо считать внутренние процессы накопления, расходования и превращения веществ. Появление мелких цветков, редкое завязывание плодов и нетипичная их форма при вторичном цветении связаны с исчезновением плазмодесм уже в сентябре

в плодовых ветвях, причем вторичное цветение чаще наблюдается на ростовых побегах, чем на букетных веточках.

Выход побегов из состояния покоя происходит не одновременно: раньше выходят из этого состояния мелкие обрастающие побеги, затем ростовые; плодухи, кольчатки, букетные веточки раньше плодовых почек, а плодовые почки в свою очередь раньше, чем ростовые.

Плазмодесмы появляются весной значительно раньше в клетках коры штамбов, чем в скелетных и полускелетных ветвях. Этим можно объяснить частое повреждение морозами штамбов, в особенности в конце зимы. Так, в зиму 1953/54 г. массовая гибель плодовых деревьев вызывалась повреждением штамбов, в особенности с южной стороны.

Систематическое изучение процессов накопления и расходования крахмала в плодовых почках в течение ряда лет показало, что отсутствие роста в начале зимы связано с недостатком питания. В этот период в этих почках имеются сахара, но отсутствуют крахмал, липоиды и жиры. Пока не наступит похолодание и полностью не приостановится рост внутренних частей почек, до тех пор обнаружить в них крахмал обычно не удается. Даже небольшие устойчивые похолодания мобилизуют пластические вещества и происходит миграция их в плодовые почки из окружающих частей растения.

По годам срок появления крахмала в плодовых почках сильно варьирует, будучи тесно связан с погодными условиями. Чем ближе к концу покоя, тем больше крахмала в плодовых почках. В периоды, когда крахмал имеется только в клетках основания почки и основания кроющих чешуй, при проращивании мы наблюдали только фазы набухания и раскрывания чешуй, после чего рост прекращался. Это особенно отчетливо видно у плодовых почек персиков и у китайских слив (*Prunus salicina* Lindl.).

Конечно, необходимо учитывать, что во многих клетках в это время отсутствуют плазмодесмы, что они в основном разобщены. Низкие температуры ускоряют процессы разобщения клеток, исчезновения плазмодесм, а вместе с тем они ускоряют появление зерен крахмала в клетках почек.

Под влиянием холода происходит мобилизация запасных веществ в репродуктивные органы — в плодовые почки, а прекращение роста приводит к переходу сахаров в крахмал, что подтверждают полученные нами данные (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Количество крахмала в почках и однолетних побегах персика Красавица (оценка по пятибалльной системе в среднем за 5 лет, 1950—1955 гг.)

	10—15 X	5—10 XI	25—30 XI	10—15 XII	5—10 I	5—10 II
Плодовые почки . .	1	2	3	3.5	3.5	4.5
Однолетние побеги (премодулярная часть)	5	4.5	3	2	2	2

Чем больше крахмала в почке весной, тем дружнее идет ее рост. Так, в холодную зиму 1948/49 г. в клетках плодовых почек персика Рот-Фронт было много крахмала, — и прорастание весной шло быстро и дружно. В теплую зиму 1950/51 г. поступление крахмала в почки того же сорта задержалось на три недели и было ниже по сравнению с холодной зимой. Анализы сахара не дали нам столь ясной картины связи покоя и прорастания почек, как крахмал. Сахара в плодовых почках в осенне-зимний период имеются постоянно и при похолоданиях содержание их не возрастает.

Теплые и холодные зимы лишь в слабой степени накладывают свой отпечаток на наличие сахара в клетках. Так, например, в резко различные по погодным условиям зимы 1953/54 и 1954/55 гг. количество сахара было одинаковым (табл. 2).

Пока продолжается рост растения, в плодовых почках сахара расходуются. Поступление сахаров, как и потребление их в теплые периоды начала зимы происходит беспрерывно. С наступлением холодной погоды рост в почках прекращается и сахара переходят в крахмал, — зависимость между погодой и отложением крахмала в плодовых почках.

Изучение динамики крахмала дает объяснение ранее непонятным фактам в поведении плодовых деревьев в теплые зимы на юге. Непрорастание почек в отдельные годы после теплой зимы мы объясняем тем, что в них не произошло отложения крахмала и не хватило пластического материала для роста, когда покой был уже закончен (плазмодесмы уже полностью восстановлены). Такое недостаточное образование крахмала мы констатировали в почках персиков, абрикосов, черешен и слив у всех изучавшихся нами сортов этих пород.

ТАБЛИЦА 2

Содержание сахара в клетках плодовых деревьев в различные зимы (в баллах)

		Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март
Зима 1954/55 г.							
Температура	средняя . .	12.9°	7.9°	2.8°	−3.7°	6.5°	15.9°
	минимальная . . .	0.3°	−3.7°	−7.1°	−6.5°	−5.8°	−11.1°
Плодовые почки	основание .	5	5	4	3	3	3.5
	пыльники .	2	3	3.5	3	3.5	3.5
	пестики . .	2	3	3.5	3	3	3
Зима 1953/54 г.							
Температура	средняя . .	9.3°	− 3.3°	− 2.4°	− 7.0°	−12.8°	− 0.3°
	минимальная . . .	−5.5°	−21.4°	−25.2°	−27.2°	−31.2°	−11.2°
Плодовые почки	основание .	5	4	4	3	3	Почки вымерзли
	пыльники .	2	3	3	3	3	
	пестики . .	2	3	3	3	3	

Изучение покоя плодовых почек показало, что экологические условия места происхождения пород и сортов обычно определяют время накопления крахмала в почках, а следовательно и глубину их покоя. Это характерно для почек абрикосов и слив. У сорта Товарищ, произошедшего от маньчжурского абрикоса, крахмал в почках появляется сразу после очень небольших понижений температуры (около 0°). Начало роста плодовых почек у этого сорта отмечается при температуре +2, +3°. Защитный жиро-липоидный комплекс на поверхности протоплазмы клеток у абрикоса Товарищ очень нестоек к нагреву и разрушается в период временных потеплений. Но в условиях, где сложился абрикос маньчжурский, зима устойчивая и в конце ее не бывает периодов возвратных холодов, поэтому у местной флоры и не выработался более глубокий покой и потребность в высокой температуре для начала роста плодовых почек весной.

Европейские сливы *Prunus domestica* L. создавались в условиях неустойчивых зим и в связи с этим имеют более глубокий покой плодовых почек. Крахмал в плодовых почках появляется только после значительных похолоданий в начале декабря и накапливается в большом количестве; превращение веществ в клетках очень глубокое, отмечается много липоидов и жиров. В связи с этим плодовые почки европейской сливы обычно слабо реагируют на временные потепления в конце зимы, так как для начала роста им нужен более длительный период тепла и, главное, сравнительно высокие температуры +7, +8°.

Сливы, относящиеся к виду *Prunus salicina* Lindl. (сорта Бербанка, Санта Роза, Дюарт), имеют менее глубокий покой, и более низкие положительные температуры +2, +3° уже обеспечивают начало роста плодовых почек у этого вида слив. Крахмал в плодовых почках появляется уже в ноябре, даже вне зависимости от температурных

ТАБЛИЦА 3

Количество крахмала, жиров, липоидов в плодовых почках сливы в баллах (в среднем за 1953—1955 гг.)

	Октябрь			Ноябрь			Декабрь			Январь			Февраль			Март		
	крахмал	жиры	липоиды	крахмал	жиры	липоиды	крахмал	жиры	липоиды	крахмал	жиры	липоиды	крахмал	жиры	липоиды	крахмал	жиры	липоиды
Prunus domestica L. сорт Анна Шпет .	0.5	0	0.5	1.5	1	1	2	2.5	4	4	3	4	4	4	4	2.5	1	1
Prunus salicina Lindl. сорт Санта Роза .	1	0.5	0.5	2	1	1	4	1	1	3	1	1.5	1	1	1	1.5	1	0

условий. Превращение веществ в почках неглубокое, жиров и липоидов немного и, главное, они разрушаются даже при небольших потеплениях (табл. 3).

Эти особенности покоя разных видов слив обусловливают их зимостойкость.

Сорт абрикоса Товарищ вымерзает почти ежегодно по всему Краснодарскому краю, и только в зиму 1949/50 г., когда вымерзли плодовые почки у всех сортов европейского абрикоса, у этого сорта сохранилась значительная часть их без повреждений.

Наши данные показывают, что имеются большие различия в длительности покоя плодовых почек по годам (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Число дней от среза черенков (см. даты) до распускания плодовых почек у персика сорта Золотой Юбилей

	1 XII	10 XII	20 XII	30 XII	10 I	20 I	1 II	10 II	30 II	1 III	10 III	20 III
1948/49 г.	58	—	35	—	25	21	6	5	—	—	—	—
1949/50 г.	48	46	38	32	22	18	—	—	—	—	—	—
1950/51 г.	—	46	43	27	21	15	12	—	—	—	—	—
1951/52 г. . . .	61	41	—	36	—	25	10	—	5	—	—	—
1952/53 г.	66	57	41	32	18	10	8	—	6	—	—	—
1953/54 г.	58	55	36	29	—	—	—	—	—	—	—	—
1954/55 г.	62	45	—	24	19	15	15	10	10	8	6	—
1955/56 г. . . .	55	40	32	20	10	5	—	—	—	—	—	—
1956/57 г.	—	37	27	—	7	—	3	—	—	—	—	—
1957/58 г.	—	—	17	8	5	3	3	—	—	—	—	—

Из данных этой таблицы для декабря видна очень большая разница в длительности покоя плодовых почек по годам. В годы с холодной зимой покой был короче (1948/49, 1949/50, 1953/54 гг.), чем в годы с теплой зимой (1950/51, 1952/53, 1954/55 гг.).

С одной стороны, длительность покоя зависит от погодных условий, так как при холодной погоде рост приостанавливается раньше, и отложение крахмала в плодовых почках происходит интенсивнее в более ранние сроки; с другой стороны, после большого урожая при любой погоде глубина покоя плодовых почек бывает резко снижена. Это связано со слабым накоплением крахмала в растении в осенне-зимнее время благодаря интенсивному расходованию его на питание плодов.

В декабре 1949 г. у персика Золотой Юбилей плодовые почки распустились на ветвях, внесенных в теплицу, через 43 дня, в 1952 г. через 54 дня; в 1949 г. был получен высокий урожай персика, в 1952 г. низкий.

Колебание в содержании крахмала в побегах и почках показано в табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

Количество крахмала в побегах и почках персика Золотой Юбилей в зимы 1952—1954 гг. (в баллах)

	Октябрь		Ноябрь		Декабрь	
	ростовые побеги	плодовые почки	ростовые побеги	плодовые почки	ростовые побеги	плодовые почки
1952 г. . .	4.5	1	4.5	2	3.5	3.5
1953 г. . .	3.5	1	3	1	2	3
1954 г. . .	5	1.5	3	2	4.5	4.5

В 1953 г. был высокий урожай, и поэтому крахмала в клетках накапливалось меньше, чем в 1952 г., когда урожай был слабым, и чем в 1954 г., когда совсем не было урожая.

В особенности сильно сокращен был период покоя у плодовых почек всех пород в зиму 1957/58 г. Очень большой урожай 1957 г. совпал с резкой засухой, что привело к малому накоплению крахмала в растениях и, как следствие, к уменьшению защитного жиро-липоидного комплекса и к раннему выходу деревьев из состояния покоя. Морозоустойчивость деревьев в эту зиму была очень невысокой, и поэтому морозы

в 24—26° в конце января вызвали массовую гибель плодовых почек как косточковых, так и семечковых пород.

Чем продолжительнее покой растений, тем меньше остается крахмала в клетках побегов и наоборот. Так, в 1950 г. персики не плодоносили и накопление крахмала к осени было значительно бо́льшим, чем в 1949 г., когда все сорта плодоносили. Покой плодовых почек был заметно более продолжительным, чем в 1949 г. 25 декабря 1949 г. плодовые почки сортов Гаяр и Турист распустились через 20—32 дня, а в 1950 г. через 42—50 дней. Ноябрь и декабрь в эти зимы были теплыми. Такое увеличение глубины покоя мы связываем с бо́льшим накоплением крахмала в летний период.

В клетках плодовых почек абрикосов в зиму 1952/53 г. имелось очень много крахмала, поэтому покой был более глубоким, чем в предыдущем году.

Зимнее тепло задерживает прохождение покоя в течение всей зимы. На юге, чаще всего в начале зимы, тепло задерживает прохождение биохимических процессов. На Северном Кавказе обычно в январе наступает похолодание, и тогда в те годы, когда до декабря бывает тепло и формирование цветков в плодовых почках идет интенсивно, косточковые породы в течение короткого срока переходят в более глубокое состояние покоя. Накопление и превращение веществ в зиму 1954/55 г. было иным, нежели в холодную зиму 1953/54 г. Так, по персику Золотой Юбилей имелось на 10 декабря (в баллах):

	Крахмала	Жиров	Липоидов
1954/55 г.	3.5	2	2
1953/54 г.	3	4	3.5

В теплую зиму 1957/58 г. в плодовых почках абрикоса Краснощекого плазмодесмы сохранились до конца декабря. Период их полного отсутствия был очень коротким, а весеннее нарастание шло медленно и неравномерно (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Наличие плазмодесм в цветоложе цветочных почек косточковых в зимы 1956/57 и 1957/58 гг.

Даты взятия проб	Абрикос Краснощекий		Персик Золотой Юбилей		Алыча Риони		Слива венгерка домашняя		Черешня Рамон Олива	
	1956/57 г.	1957/58 г.	1956/57 г.	1957 58 г.	1956/57 г.	1957/58 г.	1956/57 г.	1957/58 г.	1956/57 г.	1957/58 г.
29 XI	—	—	—	—	—	—	2	0	2—	1
4 XII	2+	1	2+	1	2—	1	2	0	1	0
9 XII	1	1	2	1	2	1	2	0	1	0
14 XII	1	1	2	1	2	1	2—	0	1	0
19 XII	1	0	2	0	2—	0	2—	0	2—	0
24 XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29 XII	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
3 I	0	1	0	2	1	1	0	0	0	1
8 I	1	1	0	1	1	1	1	0	2—	1
13 I	1	1	1—	1	1	1	1	1	1	1
18 I	1+	1	2—	1	1	1	2	1	1	1
23 I	2+	1	2+	1	2	1	2	1	2	1
28 I	2+	2	2+	2	2+	2	2+	2	2	2
4 II	3—	◇	2+	◇	3—	◇	3—	2	2	◇
9 II	3		2+		3		3	2	2+	
15 II	3+		2+		4		3	2	3	
20 II	4+		4—		4+		4	3	4—	
25 II	4		4		4+		4+	4	4	

Примечание: ромбики означают, что почки вымерзли от мороза в 26°.

Из приведенных данных видно, что у абрикоса Краснощекого теплая зима 1957/58 г. наиболее сильно повлияла на исчезновение плазмодесм. Мы согласны с заключениями К. В. Васильева и Л. А. Протасевич (1954), что плодовые почки абрикоса для нормального прохождения покоя нуждаются в более длительном холоде, чем персики.

Наши наблюдения позволяют сделать следующие заключения. Морозоустойчивость плодовых почек в зимний период зависит в основном от двух сторон одного процесса, протекающих одновременно, но требующих противоположных внешних условий.

Для интенсивного роста цветков в почках необходимо достаточное тепло, для ускоренного прохождения покоя (образования крахмала в почке) нужен холод. Чем теплее ноябрь—декабрь, тем раньше заканчивается оформление внутренних частей цветков и тем ниже становится их морозоустойчивость, несмотря на более трудное прорастание. Чем холоднее ноябрь—декабрь, тем медленнее идет дифференциация цветков в почках, тем более они сохраняют морозоустойчивость и тем раньше заканчивается период, когда они бывают неспособны к прорастанию.

Температура зимы определяет скорость прохождения почками периода покоя. Холод ускоряет, тепло задерживает его. Температура влияет на интенсивность отложения крахмала, что ускоряет или задерживает рост плодовых почек.

Противоположным этому оказывается влияние температуры на развитие цветков в почках. В теплые периоды формирование цветков в почках ускоряется; весь поступающий в почки сахар расходуется на рост, и крахмала накапливается мало. Полностью сформировавшиеся цветки, как правило, имеют пониженную морозостойкость.

В холодный период клетки плодовых почек не имеют плазмодесм даже тогда, когда цветки в почках бывают готовы к росту, плодовые почки не растут, так как находятся в покое.

Таким образом, мы имеем чрезвычайно интересное и согласованное протекание процессов в плодовых почках, способствующее их сохранению в неблагоприятные периоды зимы.

Литература

Васильев К. В. и Л. А. Протасевич. (1954). Зимовыносливость абрикоса в Узбекистане. Сад и огород, 7. — Генкель П. А. и Е З. Окнина. (1952). Изучение глубины покоя у древесных пород для диагностики их морозоустойчивости. — Ильинский А. П. (1937). Растительность земного шара. — Коровин Е. П. (1949). Основные пути естественной акклиматизации теплолюбивой флоры. В сб. «Цитрусовые и субтропические культуры Узбекистана». — Молиш Г. (1932). Физиология растений. — Denny F. E. and E. N. Stanton. (1925). Localization of response of woody tissues to chemical treatments that break the rest period. Amer. Journ. of Bot. XV.

Северо-Кавказский институт садоводства,
Краснодар.

(Получено 16 V 1959).

Г. Н. Зайцев

ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ ВЕСОМ ПЛОДОВ И НАЧАЛОМ ПЛОДОНОШЕНИЯ У СИЛЬНОРОСЛЫХ СОРТОВ ЯБЛОНИ [1]

С 1 рисунком

Среди закономерностей жизни плодового дерева для практики особо интересны те, которые дают возможность предвидеть его развитие. При гибридизации и селекции крайне желательно знать, хотя бы приблизительно, размер урожая будущего сорта, вес плодов и другие его свойства. Наблюдения в садах и данные справочной литературы показали, что часто сорта яблони, плодоносящие на седьмой-восьмой год после посадки, дают более крупные плоды, чем сорта, плодоносящие на третий-четвертый год. Например, Бельфлер-китайка дает плоды по 180—190 г, но начинает плодоносить на восьмой год, а Сеянец пудовщины дает плоды по 8 г и плодоносит на третий год.

Данная работа была выполнена с целью проверки этих наблюдений математическим путем и установления, имеется ли связь между средним весом плодов и началом плодоношения сильнорослых сортов яблони. Методами вариационной статистики были обработаны данные по 34 сортам. Для этого, по рекомендации проф. А.К.Митропольского (1931), было произведено вычисление показателя корреляции рангов (ρ), обобщенное в таблице.

Проверка вычислений заключается в том, что сумма отрицательных чисел в графе «Разность рангов» должна быть равна сумме положительных чисел в их абсолютном значении. Положительное значение показателя корреляции рангов говорит о том, что связь между рассматриваемыми величинами прямая. Близость значения показателя к 1 дает право сказать, что связь настолько велика и реальна, что с ней следует считаться в практике.

Итак, у сильнорослых сортов яблони существует корреляционная зависимость между началом плодоношения после посадки и средним весом плодов, выражающаяся

---

[1] Статья публикуется в порядке обсуждения.

Вычисление показателя корреляции рангов между весом плодов и началом плодоношения сортов яблони

Сорта	Среднее начало плодоношения (в годах)	Средний вес плодов (в г)	Ранг возраста	Ранг веса плодов	Разность рангов	Квадрат разности
Анис алый	7	65	24.5	18	+ 6.5	42.25
Анис омский	5	25	14.0	10	+ 4.0	16.00
Анис полосатый	7	70	24.5	20	+ 4.5	20.25
Апорт красный	7	250	24.5	34	— 9.5	90.25
Астраханское белое	8	95	31.5	25	+ 6.5	42.25
Астраханское красное	6	70	18.5	20	— 1.5	2.25
Башкирский красавец	6	80	18.5	22	— 3.5	12.25
Бельфлер-китайка	8	187	31 5	33	— 1.5	2.25
Бессемянка мичуринская	7	133	24.5	29	— 4.5	20.25
Бойкен	7	160	24.5	31.5	— 7.0	49.00
Депутатское	4	35	8.0	13	— 5.0	25.00
Долгое	4	10	8.0	3	+ 5.0	25.00
Ермак	4	15	8.0	7.5	+ 0.5	0.25
Исилькульское № 1	5	52	14.0	16	— 2.0	4.00
Исилькульское № 3	5	50	14.0	15	— 1.0	1.00
Исилькульское № 6	5	57	14.0	17	— 3.0	9
Кандиль-китайка	8	127	31.5	28	+ 3.5	12.25
Китайка золотая ранняя	5	40	14.0	14	0	0
Китайка санинская	7	30	24.5	11.5	+13.0	169
Непобедимое Грелля	3	15	2.5	7.5	— 5.0	25
Пепин шафранный	6	85	18.5	23	— 4.5	20.25
Ранетка желтая	4	12	8.0	4.5	+ 3.5	12.25
Макрокарпа	3	9	2.5	2	+ 0.5	0.25
Ренет бергамотный	8	150	31.5	30	+ 1.5	2.25
Розмарин русский	8	120	31.5	27	+ 4.5	20.25
Сеянец пудовщины	3	8	2.5	1	+ 1.5	2.25
Скрут белый	8	86	31.5	24	+ 7.5	56.25
Скрыжапель	7	160	24.5	31.5	— 7.0	49.00
Славянка	6	107	18.5	26	— 7.5	56.25
Суйслепер	7	70	24.5	20	+ 4.5	20.25
Таежное	3	12	2.5	4.5	— 2.0	4.00
Трансцендент	4	30	8.0	11.5	— 3.5	12.25
Тунгус	4	21	8.0	9	— 1	1.00
Челдон желтый	4	14	8.0	6	+ 2	4.00
					+69 —69	828

$$\rho = 1 - \frac{6\sum d^2}{n(n^2-1)} = 1 - \frac{6 \cdot 828}{34\,(34^2-1)} = 1 - \frac{4968}{39270} = 0.87 \pm 0.04.$$

Коэффициент корреляции произведения моментов для этой же статистической совокупности равен 0.88.

в том, что сорта с более поздним началом плодоношения дают более крупные плоды, чем сорта с ранним началом плодоношения.

В практике эта зависимость может быть использована при выведении новых сортов. Так, если желают получить крупноплодный сорт, то должны мириться с тем, что начало его плодоношения может быть поздним (если не изменять другие свойства сорта; смотри об этом ниже). При выведении сортов рано плодоносящих после посадки, можно ожидать, что плоды у них будут мелкими. Эта зависимость показана на графике, где заштрихована зона изменения среднего веса плода в зависимости от начала плодоношения. Так, дерево яблони, начинающее плодоносить с 3 лет после посадки, может принести плоды со средним весом до 20 г. При начале плодоношения с 6 лет средний вес плода может быть 40—100 г. На графике, видно, что с увеличением возраста начала плодоношения рассеивание величины веса плодов увеличивается. Сильно отклоняются от общего распределения точек на графике Апорт красный (на рисунке точка *1*) и Китайка санинская (на рисунке точка *2*), видимо происходящие от других видов

яблони, или относящиеся к другим популяциям, нежели большинство наших сортов (заметим, что кривая нормального распределения частот вариационного ряда по началу плодоношения дала две вершины).

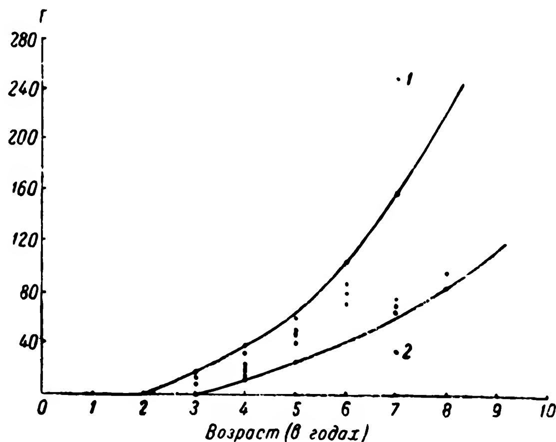
К факторам, влияющим на урожай, вообще могут быть отнесены возраст и размеры дерева, почва, орошение, обрезка, условия опыления, стерильность цветков, рыхление почвы и др. (Чендлер, 1935; Мичурин, 1948). Ван-Монс открыл соотношение между урожаями яблони и формой и размерами листьев и ветвистостью деревьев (Де-Фриз, 1910). На величину плодов, кроме указанной зависимости ее от начала плодоношения, влияют (в сторону увеличения размера плодов): появление плодов у основания ветвей, созревание не на весу, а на специальных подставках, а также рыхление почвы летом, весенняя обрезка, дождливое лето, удаление лишних завязей, недоразвитие семян, оптимальный возраст плодоношения (Мичурин, 1948), позднее созревание урожая, химический состав плодов (Фрувирт, 1905), соответствующий подвой (Пашкевич, 1930), орошение перед созреванием плодов. На возраст начала плодоношения и возраст максимального плодоношения оказывают влияние также почва и климат. Если лето короткое, осадки обильные, очень плодородная почва — начало плодоношения задерживается (Чендлер, 1935). К последнему можно добавить, что здесь может иметь место, также затягивание роста вегетативных органов. Полученную зависимость между весом плодов и началом плодоношения у яблони следует рассматривать как небольшую часть более общего биологического закона, суть которого, с привлечением необходимых фактов, рассматривается нами ниже.

В начале XIX века Гёте (1957) писал:

«Если в созданье одном ты видишь хорошего больше
Против других, то спроси сам себя: какой недостаток
Можно найти у него, — и ищи того недостатка».

Этьен Жоффруа Сент-Илер (Geoffroy, 1822) называл аналогичную зависимость равновесием между объемами органических масс или равновесием между органами.

Ч. Дарвин называл это законом компенсации роста и приводил несколько примеров, в частности он указывал, что разновидности капусты не приносят одновременно питательной обильной листвы и большого сбора семян, дающих масло; бессемянные плоды вообще выигрывают в качестве и т. д., или по словам Гёте: «для того, чтобы расщедриться в одном направлении, природа вынуждена скупиться в другом». Дарвин указывал также, что многие ботаники не сомневаются в истинности этого закона (Дарвин, 1937). Г. Де-Фриз (1910) добавлял к этому, что деревья бессемянных сортов яблони истощаются при плодоношении гораздо меньше, несмотря на обильный урожай, чем деревья семяносных сортов; то же самое наблюдается у апельсина и многих других плодовых. Де-Фриз приводил много примеров, которые можно истолковать, как факты, указывающие на существование взаимосвязей типа компенсации между некоторыми свойствами у культурных растений.



Зависимость между началом плодоношения и весом плодов у 34 изученных сильнорослых сортов яблони. Объяснение в тексте.

По оси абсцисс — возраст деревьев при первом их плодоношении; *по оси ординат* — вес плодов. *Точками* обозначены координаты отдельных сортов.

К. Фрувирт (1905) указывал на опыты А. Найта, который, не допуская образования клубней у картофеля, вызывал у него тем самым обильное цветение. К. Фрувирт сочувственно комментировал вышеприведенные слова Гёте и Жоффруа Сент-Илера, называя рассматриваемое явление возмещающей или компенсационной изменчивостью. Он приводил много примеров из сельского хозяйства, которые подтверждают наличие зависимости количественных признаков сорта от качественных, например некоторые сорта овса дают много соломы, но низкого кормового качества; увеличение веса корнеплодов у сахарной свеклы обычно сопровождается понижением в них содержания сахара; у картофеля по многу клубней дают большею частью сорта с низким содержанием крахмала в клубнях. Антагонистические отношения между величиной и числом органов растения, ранним созреванием и урожайностью (большие урожаи созревают

позднее), урожаем соломы и зерна — все эти факты следует считать проявлениями того общего закона, который можно назвать законом жизненного потенциала.

Довольно много примеров корреляций свойств культурных растений приведено в другой работе К. Фрувирта (1915). Им доказано наличие биологических корреляций скороспелой и позднеспелой кукурузы, где скороспелость кукурузы сопровождается низкорослостью, а позднее созревание початков высокорослостью растений. К. Фрувирт (1905) разделяет соотношение свойств растений на две группы: первая — усиление одного свойства вызывает усиление другого, вторая — усиление одного свойства сопровождается ослаблением другого. Однако трудно согласиться с тем, что соотношения ограничены взаимосвязью пары или немногих свойств, по-видимому, правильнее предполагать существование множественных корреляций. К. Фрувирт утверждает, что «соотношения, установленные при сравнении различных сортов, дают приблизительные указания относительно пределов того, что может быть достигнуто». Эта, в общем верная мысль может послужить тормозом в селекционной работе, если ограничиться только двумя взаимосвязанными переменными, например величиной урожая плодов и ранним плодоношением выводимого сорта, и забыть про то, что может существовать возможность оба эти свойства усилить параллельно, за счет уменьшения других свойств, например за счет роста растения и продолжительности его жизни, как это и достигнуто у карликовых сортов яблони. Вероятно, следует попытаться создать сорт ячменя, если он еще не создан, с крепким стеблем и высоким качеством зерна, хотя это и считается невозможным (Фрувирт, 1905); предположительно, это можно сделать за счет низкорослости растений или небольшого урожая зерна. К. Фрувирт приводит, как исключение, шортгорнов (короткорогий скот), которые и скороспелы и высоко продуктивны. Но такое сочетание свойств могло произойти за счет уменьшения каких-то других свойств, например за счет редуцирования рогов. Этот факт, вероятно, также не является исключением из закона жизненного потенциала. Конечно, следует допускать и невозможность усиления или уменьшения какого-либо свойства организма за счет определенного другого свойства, или сверх присущей данному видовому признаку амплитуды изменчивости.

В помологической литературе также можно найти много примеров, аналогичных вышеприведенным.

И. В. Мичурин наблюдал следующие факты:

1) сорта вишни тем более подвержены заболеванию камедетечением, чем более они плодородны; возможно, однако, что камедетечение прямо не связано с высокими урожаями плодов, а является следствием ослабления растения при обильных урожаях, когда оно более подвержено воздействию неблагоприятных факторов внешней среды и более восприимчиво к болезням;

2) в первые годы плодоношения гибридных сеянцев плоды могут быть мелкими и безвкусными, а в последующие годы на том же дереве более крупными и вкусными; этот факт можно объяснить тем, что в период, предшествующий плодоношению, дерево всегда усиленно растет; начало плодоношения служит переломным моментом, после которого ассимиляты направляются и на репродукцию; однако изменение распределения питательных веществ в пользу репродуктивных органов не может произойти сразу, и вследствие этого плоды в первые годы плодоношения бывают еще мелкими и безвкусными.

3) удаление плодов улучшает общее состояние дерева;

4) вишня Любская дает мелкие плоды, но начинает плодоносить с двух лет и приносит ежегодно большие урожаи; плодоношение же многих сортов вишни с крупными и сладкими плодами наступает через 5—8 лет после прививки;

5) если у растения не удалить лишние завязи, то на следующий год плоды будут мельче;

6) семена яблони из очень больших плодов всегда плохо развиты и дают мелкоплодное потомство;

7) семенные растения долговечнее растений, размноженных вегетативно.

Дикие яблоня и груша живут до 300 лет, а культурные до 100 лет. Культурные признаки сортов при недостатке питания регрессируют. Все приемы культуры вредны для растения, так как вынуждают его давать непосильное количество плодов (Мичурин, 1938). Ч. Дарвин (1937) считал усиление питания особенно действенным фактором, изменяющим растения в культуре.

Много интересных наблюдений, подтверждающих сказанное, содержится и в работах В. В. Пашкевича. Его высказывания уже носят несколько более определенный характер. Почти все они приводятся.

1) данные о продолжительности жизни дерева яблони (яблони вообще) очень неопределенны, их всегда необходимо относить к определенному сорту или к дикой форме и к конкретным условиям среды;

2) слаборослость воздействует на усиление плодоношения, а это влечет за собой скорое истощение жизненных сил дерева и ведет к его отмиранию; так же сорта, хотя и не отличающиеся слаборослостью (при одинаковых подвоях), но обильно плодоносящие, как например Боровинка, Пепинка литовская, Тиролька и другие, тоже отличаются меньшей продолжительностью жизни их деревьев; деревья сортов яблони Чел-

лини, Зимний золотой пармен, Тиролька отличаются недолговечностью, вследствие скорого истощения большими урожаями;

3) нередко можно заметить значительное ослабление роста деревьев с началом плодоношения;

4) могучие, выдающиеся по своему росту деревья яблони и груши обычно отличаются слабым плодородием и низким качеством плодов; таким образом проявляется соотношение между ростом и плодоношением;

5) при изучении вопроса о плодовитости и начале плодоношения необходимо выяснение корреляций между началом плодоношения и плодовитостью сорта;

6) периодичность урожаев объясняется также коррелятивными связями, главным образом с питанием; вернее было бы говорить о переменном характере распределения ассимилятов между вегетативными и репродуктивными органами, так как урожай становится более равномерным, если нормировать урожаи удалением лишних завязей;

7) самостерильность цветков яблони можно объяснить равновесием между ростом и плодоношением; это равновесие особенно заметно на измененных человеком культурных растениях;

8) величина плодов и количество их на дереве влияют на химизм плодов (Пашкевич, 1911, 1930).

У. Х. Чендлер (1935) отмечал, что увеличение размеров дерева сопровождается задержкой плодоношения; урожай у большинства пород был бы слишком велик в в ущерб размерам и качеству плодов, если бы не было осыпания цветков и завязей; листья обильно цветущих деревьев по сравнению с листьями нецветущих у яблони и груши бывают значительно мельче.

Наблюдения над южными видами жимолости, интродуцированными в Ленинград, показали, что здесь вегетативная масса кустов перераспределяется в сторону уменьшения высоты растения, но увеличения числа стволиков, или кустистости. На плодоносящих побегах у жимолости листья бывают всегда мельче, чем на вегетативных.

Естественно, конечно, что закон жизненного потенциала был впервые замечен на культурных формах, которые изменены человеком искусственно, ибо именно сорта, формы и разновидности служат наиболее ярким выражением современной амплитуды изменчивости вида. С этой точки зрения, любая работа по изменению свойств растений будет служить экспериментом, показывающим действие закона жизненного потенциала при нарушении естественных свойств видов. Таким образом, вышеприведенные факты показывают, что существует закономерность, согласно которой организм может быть представлен как определенное соотношение многих свойств, которые изменяются в зависимости друг от друга.

Многочисленные примеры свидетельствуют о том, что жизнедеятельность вегетативных органов, жизнедеятельность репродуктивных органов и продолжительность жизни организма в их тесной взаимосвязи являются, среди многих других свойств и их взаимоотношений, тремя основными составляющими его жизнедеятельности. Так, интенсификация репродуктивной деятельности вызывает сокращение роста или уменьшение продолжительности жизни организма. Продолжительность жизни увеличивается при уменьшении репродуктивной способности или сокращении роста. Рост усиливается при сокращении репродуктивной деятельности. Эта тройная взаимосвязь может осуществляться как с одновременным обратным изменением двух остальных компонентов при изменении третьего компонента, так и с преимущественным изменением одного компонента при изменении другого, например: увеличение плодоношения у карликовых яблонь достигнуто за счет сокращения роста и продолжительности жизни, а у сортов Боровинка и Тиролька — главным образом за счет продолжительности жизни деревьев.

Характер взаимосвязей указанных трех ведущих показателей — продолжительности жизни, репродуктивной способности и интенсивности роста — еще почти совсем не ясен, однако некоторые факты дают основание предполагать, что противоречие между жизнедеятельностью вегетативных органов и жизнедеятельностью репродуктивных органов является в этих взаимосвязях основным противоречием, продолжительность же жизни — результативный показатель, зависящий в основном от взаимоотношений первых двух. Нарушения естественных соотношений этих трех основных составляющих организма, вызываемые и поддерживаемые человеком, характеризуют культурные формы и сорта растений.

Литература

Амлинский И. Е. (1955). Жоффруа Сент-Илер и его борьба против Кювье. — Гёте И. В. (1957). Избранные сочинения по естествознанию. — Дарвин Ч. (1937). Происхождение видов. — Де-Фриз Г. (1910). Племенное растениеводство (сортоводство). — Дуброва П. Ф. и др. (1951). Справочник садовода. — Митропольский А. К. (1931). Техника статистического исчисления. — Мичурин И. В. (1948). Сочинения, I—IV. — Пашкевич В. В. (1911). Учебник садоводства, ч. II. — Пашкевич В. В. (1930). Общая помология,

или учение о сортах плодовых деревьев. — Фрувирт К. (1905). Основы сельскохозяйственного семеноводства. (Племенное сельскохозяйственное растениеводство). — Фрувирт К. (1915). Селекция колониальных растений. — Чендлер У. Х. (1935). Плодоводство. — Geoffroy Saint-Hilaire E. (1822). Philosophie anatomique. II. Des monstruosités humaines. Paris.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 XII 1959).

А. К. Денисов

РАЗВИТИЕ ПРИДАТОЧНЫХ КОРНЕЙ В ПЕСЧАНОМ АЛЛЮВИИ ДРЕВЕСНЫМИ И КУСТАРНИКОВЫМИ ПОРОДАМИ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

С 3 рисунками

Установление способности древесных и кустарниковых пород наших лесов развивать придаточные корни имеет теоретическое и практическое значение. Оно проливает некоторый свет на эволюцию различных видов древесной и кустарниковой растительности, на их приспособленность к определенным экологическим условиям, способность древесных пород к образованию придаточных корней определяет степень возможного использования их в определенных природных условиях в хозяйственных целях (воспитание леса на заболачивающихся и разболачивающихся вырубках, на территориях, подверженных эоловым процессам, на прирусловых поймах с целью усиления защитно-водоохранной службы леса и т. п.).

Нами было проведено выявление способности различных древесных растений южной тайги развивать придаточные корни в песчаных аллювиальных отложениях в естественных условиях прирусловой поймы. Для этого были проведены раскопки древесных пород и кустарников с освобождением стволов от аллювиальных песчаных отложений р. Илети (приток Волги, Марийская АССР). Мы стремились установить не только факт образования придаточных корней, но и определить степень выраженности этой способности, степень быстроты реакции древесных растений на погребение и выявить влияние возраста древесных растений на упомянутую способность.

При раскопках устанавливалась глубина погребения (от корневой шейки вверх до современной поверхности почвы) и подсчитывалось количество придаточных корней в зоне погребения. Раскопки стволов производились через 2 месяца после погребения части ствола наносами. При установлении более ранних сроков погребения (в предшествующие вегетационные сезоны) время погребения устанавливалось сравнением хода роста стволов по диаметрам — у погребенной шейки корня и у современной поверхности почвы: после погребения прирост у корневой шейки падал и нарастал у мнимой шейки корня. Возраст деревьев и кустарников устанавливался по числу годичных колец при рубке тонкомерных стволиков или, в случае значительного диаметра стволов, пересчетом годичных колец на пнях, одномерных с исследуемыми деревьями. Диаметр стволов измерялся в середине зоны погребения.

Для проведения работы выбирались участки прирусловой лесопокрытой поймы, на которых были четко обозначены аллювиальные наносы, отложенные в ближайшую весну полыми водами. Во всех случаях раскопок аллювиальные отложения были песчаными, залегали рыхло. Отложение ближайшей весны было особенно рыхлым, оно четко отделялось от наноса предшествующего года слоем погребенной листвы. Наносы более ранние отграничивались между собою темными гумусовыми прослойками.

Раскопки песчаных наносов были произведены в начале июля (1955 г.), т. е. спустя 2 месяца после спада полых вод и отложения наносов, затем к концу вегетации 1955 г. и осенью 1956 г. на одних и тех же участках, что устраняло возможность ошибок в установлении времени погребения.

Всего было обследовано более 330 экземпляров двадцати двух различных видов деревьев и кустарников. При этом те виды, образование которыми придаточных корней еще прежде было достаточно изучено и освещено в литературе (ивы, осокорь), раскопками представлены в малом числе.

Оказалось, что уже через 2 месяца после погребения стволов появились придаточные корни на всех особях у ивы трехтычинковой, осокоря, вяза, ольхи серой, черемухи и смородины черной. К породам, только что вступившим в пору развития придаточных корней (их имеют не все особи), относятся береза бородавчатая, шиповник коричный, жимолость обыкновенная. Породами, совершенно не давшими за это время корней, являются липа, ольха черная, клен остролистный, дуб летний, сосна, а из подлесочных пород — крушина ломкая, рябина, бересклет бородавчатый, ракитник и дрок (табл. 1).

Придаточные корни у осокорей были одиночные, неветвистые, значительной толщины и очень водянистые; их длина колебалась от 10 до 30 см. У черемухи корни были

ТАБЛИЦА 1

Динамика развития придаточных корней древесными и кустарниковыми породами в связи с давностью погребения и возрастом

№ п. п.	Виды	Время, протекшее от момента погребения											
		2 месяца	один период вегетации			два периода вегетации			ряд лет				
		преобладающий возраст до 10 лет											
		% стволов с придаточными корнями	общая глубина погребения (в см)	общее количество придаточных корней (шт.)	% стволов с придаточными корнями	общая глубина погребения (в см)	общее количество придаточных корней (шт.)	% стволов с придаточными корнями	возраст (лет) от—до	диаметр (в см) от—до	общая глубина погребения (в см)	общее число придаточных корней (шт.)	% стволов с придаточными корнями
	Лесообразующие породы												
1	Ива трехтычинковая (*Salix triandra* L.)	100	175	337	100	—	—	—	—		—	—	—
2	Осокорь (*Populus nigra* L.)	100	241	298	100	—	—	—	—	—	—	—	—
3	Вяз обыкновенный (*Ulmus laevis* Pall.)	100	84	83	100	—	—	—	43—72	18—31	382	33	100
4	Ольха серая (*Alnus incana* Moench)	100	46	45	100	—	—	—	—	—	—	—	—
5	Ольха черная (*A. glutinosa* Gaertn.)	0	92	14	100	—	—	—	60—65	22—28	207	27	100
6	Береза бородавчатая (*Betula verrucosa* Ehrh.)	33.0	360	76	89	137	101	100	30—78	12—36	154	12	75
7	Липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.)	0	343	0	0	77	85	100	32—80	12—32	430	17	80
8	Дуб летний (*Quercus robur* L.):												
	однолетний	0	1050	560	77	—	—	—	—	—	—	—	—
	старше 1 года	0	207	—	—	389	219	96	28—210	10—68	548	47	66
9	Клен остролистный (*Acer platanoides* L.)	0	183	8	50	—	—	—	—	—	—	—	—
10	Ель обыкновенная (*Picea excelsa* Link)	—	—	—	—	—	—	—	11—15	1—2	75	44	100
11	Сосна обыкновенная (*Pinus silvestris* L.)	0	97	0	0	—	—	—	20—140	8—64	1850	0	0

Таблица 1 (продолжение)

№ п. п.	Виды	Время, протекшее от момента погребения											
		2 месяца	один период вегетации			два периода вегетации			ряд лет				
		преобладающий возраст до 10 лет											
		% стволов с придаточными корнями	общая глубина погребения (в см)	общее количество придаточных корней (шт.)	% стволов с придаточными корнями	общая глубина погребения (в см)	общее количество придаточных корней (шт.)	% стволов с придаточными корнями	возраст (лет) от—до	диаметр (в см) от—до	общая глубина погребения (в см)	общее число придаточных корней (шт.)	% стволов с придаточными корнями
	Подлесочные породы												
12	Черемуха обыкновенная (*Padus racemosa* Gilib.)	100	75	82	100	196	197	100	—	—	—	—	—
13	Смородина черная (*Ribes nigrum* L.)	100	—	—	100	37	41	100	—	—	—	—	—
14	Дерен сибирский (*Cornus sibirica* Lodd.)	—	69	113	100	40	88	100	—	—	—	—	—
15	Шиповник коричный (*Rosa cinnamomea* L.)	68	232	33	72	83	69	100	—	—	—	—	—
16	Жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum* L.)	50	38	15	100	19	10	100	—	—	—	—	—
17	Калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.)	—	—	—	—	74	48	100	—	—	—	—	—
18	Крушина ломкая (*Frangula alnus* L.)	0	89	37	100	—	—	—	—	—	—	—	—
19	Рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.)	0	161	14	84	—	—	100	—	—	—	—	—
20	Дрок красильный (*Genista tinctoria* L.)	0	224	25	55	63	23	100	—	—	—	—	—
21	Бересклет бородавчатый (*Evonymus verrucosa* Scop.)	0	159	36	50	19	2	100	—	—	—	—	—
22	Ракитник Цингера (*Cytisus zingeri* Krecz.)	0	—	—	—	38	4	50	—	—	—	—	—

тоньше и короче. Еще слабее они были развиты у вяза. Смородина черная развивала корни часто пучками значительной длины. У пород, только что вступивших в пору развития корней, корни были тонки, одиночны и коротки.

Раскопки песчаных отложений, произведенные к концу вегетации в год погребения (1955 г.) и к концу второго вегетационного периода (1956 г.), показали, что количество пород, давших придаточные корни на всех обследованных особях к концу первого вегетационного периода, увеличилось. Их уже имели ольха черная, крушина ломкая, жимолость обыкновенная, дерен сибирский. У березы бородавчатой они возникли на 89% стволиков, клен остролистный имел их на 50%. Дуб старше одного года их не развил совершенно, но однолетние дубки, т. е. дубки, проросшие из погребенных желудей и развившие стебель в толще наноса с выходом точки роста на дневную поверхность, в большинстве своем (77%) развили придаточные корни. На стволиках липы и сосны в первый год после погребения придаточных корней не обнаружено.[1] Рябина, шиповник, бересклет бородавчатый не имели их еще на всех стволиках.



Рис. 1. Придаточные корни на стволе ольхи *Alnus glutinosa* 65-летнего возраста.

К концу второго года вегетации после погребения подавляющее большинство видов древесной растительности (в возрасте до 10 лет) имели придаточные корни. Совершенно не имела их сосна. У ракитника они обнаружены лишь на половине особей.

Раскопки и обследование высоковозрастных стволов показали, что некоторые древесные породы сохраняют способность развивать придаточные корни в песчаном аллювии весьма долго, хотя у большинства пород эта способность с возрастом ослабевает (табл. 1).

Значительно лучше, до высокого возраста, сохраняют способность придаточного корнеобразования вяз (в нашем обследовании до 72 лет) и ольха черная (до 65 лет, — рис. 1).

Дуб, липа, береза бородавчатая также развивают придаточные корни в высоком возрасте, но они появляются не на всех особях. Как нами было установлено ранее (Денисов, 1948), дуб обнаруживает эту способность еще в 110—120-летнем возрасте.

Липа в первый год после погребения, как указывалось выше, придаточных корней не образует, что, по-видимому, объясняется изолирующим влиянием ее сильно развитого луба, но в последующие годы мощные узлы придаточных корней появляются на погребенных стволах уже в высоком возрасте дерева (рис. 2). Образование придаточных корней березой нами прослежено до 78-летнего возраста (рис. 3). Однако придаточные корни образуются в высоких возрастах не так обильно и не у всех особей, что видно из сравнения данных табл. 1.

Ель развивает обильные придаточные корни в песчаных отложениях в молодом возрасте, но нами не выяснено как эта способность проявляется в высоких возрастах. Сосна в любых возрастах, даже при очень значительной давности погребения в песчаном аллювии, придаточных корней не образует. Обследуя значительное количество сосен, мы ни у одной особи не обнаружили придаточных корней, хотя давность погребения доходила до 30 и более лет.

Следует указать, что в литературе сведения о развитии сосной и кедром придаточных корней имеются. Об этом сообщают А. Л. Кощеев (1952), П. К. Красильников (1956), С. Э. Вомперский (1959) и др.

---

[1] Следует отметить, что по данным Д. А. Комиссарова (1954) простое окучивание однолетней поросли липы дало укоренение на 27%, а дуб придаточных корней не дал. В то же время окучивание вызвало корнеобразование у дуба на побегах данного года роста (на 72%). Как видим, наши данные близки к сообщенным Комиссаровым. Липа же в нашем случае была старше одного года.

А. Л. Кощеев установил придаточное корнеобразование у подроста сосны на заболоченных вырубках. Но, как указывает автор, придаточные корни появляются в слое мха редко «по одному-два корешка, как исключение три-четыре» (стр. 48). Как видим, корни развиваются в данном случае в иной среде, нежели песчаные наносы, и вряд ли 1—2 корешка могут иметь существенное биологическое значение.

С. Э. Вомперский обнаружил придаточные корни у сосенок 15—25-летнего возраста на торфяниках. Корни развивались у 11% особей в нарастающем вверх моховом покрове.

По данным других авторов (Поплавская, 1937), сосна при засыпании ствола песком на значительную глубину на дюнах (Белые горы, Польша) развивала корни дополнительно, но они отходили от корневой шейки и шли к поверхности наносов. О давности погребения автором не сообщается.

Кроме быстроты ответной реакции ствола на погребение наносами и самого факта образования придаточных корней, представляет интерес степень выраженности этой способности, т. е. обилие корней у различных пород. Как видно из табл. 1, в этом отношении древесные породы значительно различаются. Можно получить сравнительную оценку придаточного корнеобразования различных пород, установив, какое количество придаточных корней приходится на единицу длины погребенной части ствола.

Число придаточных корней, приходящихся на 1 м стебля (ствола) у учтенных пород, или их «удельная» способность придаточного корнеобразования, выражается цифрами, приведенными в табл. 2.

Как вытекает из данных, приведенных в этой таблице, интенсивность придаточного корнеобразования у различных видов древесной и кустарниковой растительности южной тайги весьма различна. Она измеряется у одних видов десятками и даже сотнями корней на 1 м погребенной части ствола (при возрасте до 10 лет), у других их насчитываются единицы, а у некоторых (сосна) они в песчаном аллювии не образуются вовсе.

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная способность древесных и кустарниковых пород к образованию придаточных корней (преобладающий возраст до 10 лет)

Лесообразующие породы	Количество корней на 1 м ствола	Подлесочные породы	Количество корней на 1 м ствола
Ива трехтычинковая (*Salix triandra* L.)	193	Дерен сибирский (*Cornus sibirica* Lodd.)	184
Осокорь (*Populus nigra* L.)	123	Смородина черная (*Ribes nigrum* L.)	111
Липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.)	110	Черемуха обыкновенная (*Padus racemosa* Gilib.)	103
Вяз обыкновенный (*Ulmus laevis* Pall.)	99	Калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.)	65
Ольха серая (*Alnus incana* Moench)	98	Жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum* L.)	44
Береза бородавчатая (*Betula verrucosa* Ehrh.)	74	Крушина ломкая (*Frangula alnus* L.)	37
Дуб летний (*Quercus robur* L.)	56	Шиповник коричный (*Rosa cinnamomea* L.)	32
Ольха черная (*Alnus glutinosa* Gaertn.)	15	Бересклет бородавчатый (*Evonymus verrucosa* Scop.)	23
Клен остролистный (*Acer platanoides* L.)	4	Дрок красильный (*Genista tinctoria* L.)	17
Ель обыкновенная (*Picea excelsa* Link)	58	Ракитник Цингера (*Cytisus zingeri* Krecz.)	10
Сосна обыкновенная (*Pinus silvestris* L.)	0	Рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.)	9

Все изложенное позволяет сделать сдедующие выводы.

1. Большинство пород южной тайги, как лесообразующих, так и подлесочных, развивает придаточные корни при погребении растущих надземных частей песчаным аллювием.

2. По характеру ответной реакции на погребение указанным субстратом породы можно разбить на три группы: одни отвечают на погребение исключительно быстрым и обильным развитием придаточных корней, другие реагируют тем же, но медленнее и не столь интенсивно, третьи не развивают придаточных корней.



Рис. 2. Ствол липы *Tilia cordata* VI класса возраста с придаточными корнями.



Рис. 3. Ствол березы *Betula verrucosa* 78-летнего возраста с двумя узлами придаточных корней.

3. Отмеченная особенность пород со всей очевидностью указывает на своеобразие путей их развития в эволюционном процессе. Образование придаточных корней менее всего свойственно ксерофитным и более всего гидрофитным, а затем мезогидрофитным древесным растениям, что свидетельствует о существенном влиянии среды обитания на развитие и закрепление этой приспособительной способности.

4. С возрастом способность придаточного корнеобразования сокращается, однако проявляется еще и в высоких возрастах; для лесообразующих пород, биологически способных к этому, она восходит к VI и VII классам возраста.

5. Рассматриваемая способность имеет крупное биологическое и хозяйственное (практическое) значение. Лесообразующие и подлесочные породы, обладающие резко выраженной способностью придаточного корнеобразования, в условиях интенсивного отложения песчаного аллювия (прирусловые леса) окажутся биологически наиболее устойчивыми.

Вместе с тем эти породы будут формировать не только устойчивые насаждения в прирусловой пойме рек, но они будут нести надлежащую защитно-водоохранную службу, так как придаточная корневая система закрепляет аллювиальные отложения: с нарастанием вверх наносов, следуя за ними, поднимается и корневая система.

Таким образом, при воспитании состава прирусловых лесов запретных полос водоохранной зоны должно быть отдано предпочтение породам, образующим придаточные корни. Необходимость же усиления водоохранно-защитной службы лесов диктуется огромным размахом гидростроительства в нашей стране и, в частности, вводом в эксплуатацию многих ГЭС, водохранилища которых должны быть защищены от твердого стока.

Литература

Вомперский С. Э. (1959). Особенности строения корневых систем *Pinus silvestris* на осушенных торфяных почвах. Бот. журн., 1. — Денисов А. К. (1948). К генезису пойменных дубрав южной тайги. ДАН СССР, LXI, 2. — Комиссаров Д. А. (1954). Ускоренное выращивание посадочного материала путем отводкового размножения молодой поросли на лесосеках. Бот. журн., 3. — Кощеев А. Л. (1952). Лесоводственное значение придаточных корней древесных пород. Лесн. хоз., 9. — Красильников П. К. (1956). Придаточные корни и корневая система у кедра в центральных Саянах. Бот. журн., 8. — Поплавская Г. И. (1937). Краткий курс экологии растений.

Поволжский лесотехнический институт им. М. Горького.

(Получено 23 VI 1959).

В. В. Смирнов

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ХВОИ ПО ЕЕ ВОЗРАСТАМ У *PICEA EXCELSA* LINK В ЕЛОВЫХ И ЕЛОВО-ЛИСТВЕННЫХ ДРЕВОСТОЯХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ

С 5 рисунками

Предшествовавшие исследования показали, что хвоя ели различного возраста разнокачественна как по своей структуре, так и по физиологическим процессам, связанным с ней. У хвои ели вес отдельной хвоинки увеличивается с увеличением возраста, влажность ее при этом уменьшается (Данилов, 1948). Интенсивность ассимиляции падает с увеличением возраста хвои (Иванов и Коссович, 1932), то же самое происходит и с интенсивностью транспирации (Кощеев, 1955а). У хвои различного возраста различна энергия дыхания (И. В. Гулидова, устное сообщение). А. А. Паршевников (1959), анализируя наши образцы хвои, показал, что минеральный состав золы хвои различного возраста также не одинаков. Таким образом, данные о распределении хвои ели по возрастам важны не только с точки зрения познания биологии этой древесной породы, но и необходимы при работах по определению продукции фотосинтеза и расходов влаги на транспирацию древостоями, а также при выяснении вопросов круговорота веществ в лесу.

Объекты исследования и методика работ. Исследование проводилось в древостоях Кадниковского лесничества Вологодской области (Северная опытная станция Института леса АН СССР) в течение 1955—1956 гг. и Валдайского лесничества Новгородской области на базе Валдайской научно-исследовательской гидрологической лаборатории (ВНИГЛ) в 1958—1959 гг. Все древостои Кадниковского лесничества (табл. 1) относятся к типу леса ельник травяно-зеленомошный (Piceetum herboso-hylocomiosum) и расположены на торфянисто-перегнойных суглинистых почвах, обычно в той или иной степени глееватых, на карбонатном валунном суглинке.[1] Древостой на пробной

[1] Определение типа леса сделано В. Г. Карповым, описание почв К. А. Гавриловым.

площади № 7-т отличается от остальных высоким классом бонитета, что объясняется полным отсутствием здесь у ели периода угнетения, в то время как в остальных насаждениях он имел место у подавляющего большинства модельных деревьев. Древостои Валдайского лесничества относятся к типу леса ельник-кисличник (Piceetum oxalidosum).[1] Почвы среднеподзолистые супесчаные на моренных суглинках (Федоров, 1957).

Зеленая масса древостоев определялась методом модельных деревьев, которым работали многие исследователи, в частности с елью — Бургер (Burger, 1939), А. А. Молчанов (1952), А. Л. Кощеев (1955).

Модельные деревья отбирались по ступеням толщины. Распределение массы хвои дерева по ее собственным возрастам устанавливалось по ветви, являющейся средней по показателям охвоения, срубленной в средней (по длине) части кроны модельного дерева.[2] Ветви брались южной экспозиции. От этих ветвей отрезалась их верхушечная часть с таким расчетом, чтобы на ней была хвоя всех имеющихся на ветви возрастов.[3] Вес этой навески, взятой для анализа распределения хвои по возрастам, колеблется, в зависимости от диаметра и возраста деревьев, от 200 до 750 г. Каждая отобранная часть ветви разрезалась и сортировалась по возрастам побегов, после чего хвоя отделялась от побегов и взвешивалась в сыром и абсолютно сухом состоянии. Следует подчеркнуть, что при определении возраста побега и хвои неизбежны ошибки. Главными причинами последних являются: выпадение очередного годичного прироста вследствие повреждения почки и появление побегов из тронувшихся в рост спящих почек.

При переходе к распределению хвои по ее возрастам на дереве и в древостое мы делали допущение, что относительное (в %) распределение хвои по ее возрастам на «средней» ветке одинаково с распределением ее по возрастам как на всем дереве, с которого она срезалась, так и у всех деревьев той же ступени толщины древостоя, которую представляло это модельное дерево.

Влажность хвои ели. М. Д. Данилов (1948), изучавший влажность хвои ели в Марийской АССР в древостоях на свежей оподзоленной суглинистой почве, пришел к выводу, что влажность хвои уменьшается с увеличением ее возраста. Влажность хвои зависит также от возраста дерева, однако эта закономерность более отчетливо выражена лишь у одно- и двухлетней хвои. Наши данные (табл. 2) подтверждают эти выводы: чем старше хвоя, тем ниже ее влажность. Эта закономерность, за крайне редкими исключениями, верна как для отдельных деревьев, так и для древостоев в целом. Однолетняя хвоя выделяется своей повышенной влажностью, которая в 1.5—2 раза выше влажности наиболее старой хвои на дереве. Исключением являются 75-летние ельники Валдайского лесничества, в которых влажность однолетней хвои незначительно отличается от влажности хвои старших возрастов, а у одного из модельных деревьев двухлетняя хвоя имела влажность даже бóльшую, чем однолетняя. Это можно объяснить тем, что хвоя на пробных площадях № 3 и № 4 бралась в октябре после наступления морозов, а при морозах, по нашим наблюдениям, однолетняя хвоя обезвоживается.

Влажность хвои зависит также от возраста древостоя. Однако в этом отношении из всего возрастного ряда древостоев выделяются только молодняки (18-летний древостой Кадниковского лесничества и 22-летний Валдайского): у них влажность хвои была значительно выше, чем у древостоев остальных возрастов.

Что касается влияния условий местопроизрастания на влажность хвои, то можно предполагать, что степень увлажнения почвы отражается на влажности однолетней хвои. Так, увлажнение почвы в Кадниковском лесничестве значительно выше, чем в Валдайском, и, очевидно, выше, чем в Марийской АССР, и однолетняя хвоя здесь имеет бóльшую влажность, чем в последних двух пунктах. Что касается хвои других возрастов, то ее влажность близка в различных пунктах исследований.

Распределение хвои по ее возрастам. Вследствие громоздкости таблиц здесь не приводятся полностью данные о распределении хвои по ее возрастам у всех модельных деревьев. Для примера дается лишь часть этих данных в виде графиков (рис. 1, 2). Распределение хвои по возрастам, показанное на этих рисунках, характерно и для других пробных площадей. Несмотря на весьма различное распределение хвои по ее возрастам у различных модельных деревьев, особенно в первые годы жизни хвои, намечаются некоторые закономерности. Очевидно, распределение хвои по возрастам не зависит от диаметра дерева и, следовательно, от класса его роста. Можно предполагать, что нет здесь связи и с полнотою насаждения, так как в 75-летних ельниках

---

[1] Определение типа леса сделано А. А. Матвеевой.

[2] На пробных площадях №№ 3 и 4 Валдайского лесничества модельные деревья не рубились и, следовательно, не определялось общее количество зеленой массы древостоя. Здесь с каждого отобранного дерева срубалось по две противоположно направленные ветви юго-восточной и северо-западной экспозиции для исследования вопроса о распределении хвои по ее возрастам. Данные на этих пробных площадях получены нами совместно со старшим научным сотрудником ВНИГЛ С. Ф. Федоровым.

[3] В Валдайском лесничестве у части модельных деревьев хвоя самых старых возрастов не бралась в навеску, так как доля ее в общей массе хвои ничтожна.

ТАБЛИЦА 1

Таксационная характеристика древостоев и число срубленных модельных деревьев

Лесничества	№ пробной площади	Состав насаждения по запасу	Средний абсолютный возраст преобладающей породы (в годах)	Средний диаметр (в см)	Средняя высота (в см)	Класс бонитета по ели	Полнота	Запас (в м³/га)	Число модельных деревьев		
									ели		лиственных пород
									всего	в том числе для определения количества хвои по возрастам	
Кадниковское	2	7Б2Е1 Ив, ед. Ос, Ряб, Чер.	18	3.1	5.9	IV	1.14	51	17	5	54
	3	5Б4Е1Ол. б. + Ос + Ив, ед. Ряб, Чер.	37	11.8	13.7	III	1.12	193	19	9	59
	7-т	6Б2Е1Ос 1Ол. б.	58	12.9	17.8	I	1.12	317	13	6	25
	5	9Е1Б	105	15.6	16.4	IV	0.75	245	15	6	4
	4	8Е1Ос 1Б + Ив, ед. Ол. б.	130	17.6	17.7	IV	0.68	226	15[1]	7	12
Валдайское	5	8Е1Ив 1Ряб + С, Б, Ос, ед. Ол. б.	22	4.1	6.8	I	0.94	67	13	3	24
	4	9Е1С	75	33.2	25.1	I	0.40	248	2	2	—
	3	10Е + С, ед. Б, Ол. б. . . .	75	28.6	26.1	I	0.68	441	2	2	—

[1] На пробной площади № 4 Кадниковского лесничества семь молодых деревьев для определения общей массы хвои были взяты в 1954 г. А. А. Извековым.

ТАБЛИЦА 2

Влажность (в процентах от абсолютно сухого веса) еловой хвои в зависимости от ее возраста

Возраст хвои (в годах)	Кадниковское лесничество						Валдай		Марийская АССР,[1] средняя влажность
	возраст древостоя (в годах)								
	18	37	58	105	130	в среднем	22	75	
1	194	165	148	168	148	165	173	140	147
2	140	126	134	128	126	131	138	132	130
3	128	114	120	116	113	118	120	121	120
4	130	109	111	113	110	115	120	118	111
5	127	113	114	108	107	114	115	112	107
6	118	103	111	103	104	108	114	105	105
7	111	101	100	100	98	102	116	91	105
8	109	99	100	98	95	100	—	—	—
9	109	93	98	93	95	98	—	—	—
10	112	90	98	94	101	99	—	—	—
11	—	89	99	93	97	95	—	—	—
12	—	84	99	95	92	93	—	—	—
13	—	—	—	98	93	91	—	—	—
В среднем[2]	131	114	113	114	115	—	137	Нет данных	—

Валдайского лесничества, несмотря на различную полноту на пробных площадях № 3 и № 4, распределение хвои по возрастам практически одинаково (рис. 3). Если не брать в расчет однолетнюю хвою, то в большинстве случаев, и особенно по осредненным для каждого года данным всех модельных деревьев на пробной площади, наибольший процент в общем весе хвои имеет двухлетняя хвоя, и с этого возраста процент хвои каждого более старого возраста уменьшается. Однако такое распределение хвои по возрастам может быть прослежено только при однородных внешних условиях произрастания хвои, однородных для всех лет ее жизни, в нашем же случае оно наблюдалось лишь у двух модельных деревьев ели на пробной площади № 5 Валдайского лесничества. Близко к этой схеме стоит и распределение хвои в 75-летних ельниках Валдая. Однако в большинстве случаев это уменьшение не бывает так строго выдержано, — сказывается влияние внешних условий на формирование и рост хвои. Так, у подавляющего большинства модельных деревьев Кадниковского лесничества имеется сравнительно небольшое количество хвои 1953 г. (это трехлетняя хвоя у деревьев, срубленных в 1955 г., и четырехлетняя у моделей 1956 г.). В то же время у части деревьев имелось сравнительно большое количество хвои 1952 г. (четырехлетняя хвоя модельных деревьев, срубленных в 1955 г., и — пятилетняя — у срубленных в 1956 г.; рис. 4).

Что касается однолетней хвои, то в большинстве случаев ее количество составляет меньший процент в весе всей хвои, чем количество двухлетней. Это объясняется, очевидно, тем, что во второй год жизни масса всей хвои и каждой отдельной хвоинки нарастает. Однако это явление имеет место далеко не всегда. Бывает и так, что вес однолетней хвои больше или равен весу двухлетней. В Валдайском лесничестве, как и в Кадниковском, в отдельные годы наблюдалось резко выраженное уменьшение количества хвои (1957 и 1959 гг.). В Кадниковском лесничестве нам не удалось выяснить причины этого явления, в Валдае же оказалось, что в 1959 г. однолетняя хвоя была сильно повреждена гусеницами вредного насекомого, а в 1957 г. — грибным заболеванием. Поэтому часть трехлетней хвои в 1959 г. была бурой, а на некоторых веточках прирост 1957 г. вовсе выпал.

Количество хвои определенного года и, следовательно, возраста зависит от условий ее роста и прежде всего от условий, имевших место в первый год жизни, в течение которого хвоя в основном формируется; влияют главным образом зараженность ели в первом году жизни вредными насекомыми, болез-

[1] Данные М. Д. Данилова (1948), средние для шести древостоев в возрасте 5, 20, 40, 60, 80 и 100 лет.

[2] Средняя для древостоев влажность хвои рассчитана по общему весу хвои древостоя в сыром и абсолютно сухом состоянии.

Рис. 1. Распределение сырой еловой хвои по ее возрастам (в процентах от общего веса хвои в кроне) у деревьев различного диаметра в 105-летнем древостое Кадниковского лесничества в 1955 г.

По оси абсцисс — возраст хвои (в годах); *по оси ординат* — вес хвои определенного возраста в процентах от общего веса хвои в кроне. Диаметр дерева на высоте груди: *1* — 10.0 см, *2* — 14.0 см, *3* — 18.5 см, *4* — 23 см, *5* — 28 см, *6* — 32 см.

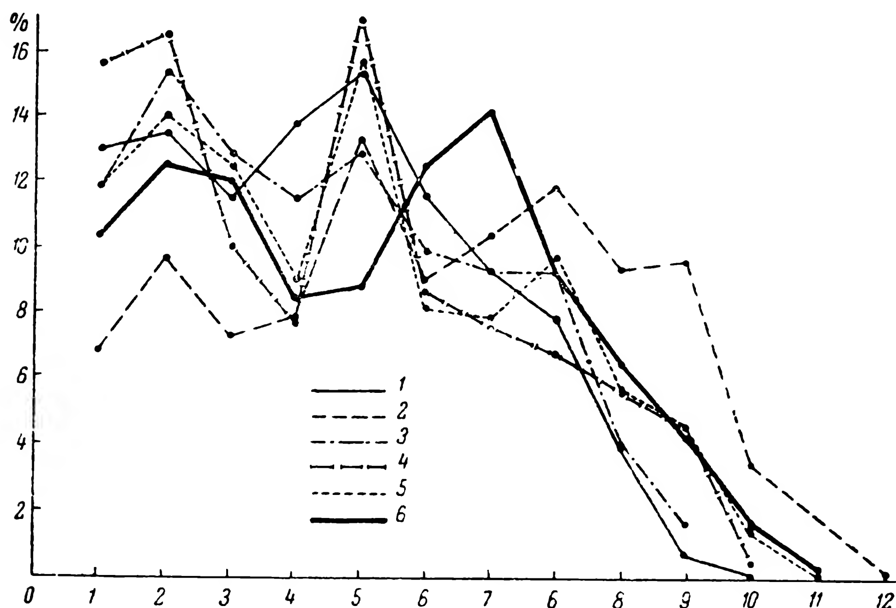


Рис 2. Распределение сырой еловой хвои по ее возрастам (в процентах от общего веса хвои в кроне) у деревьев различного диаметра в 58-летнем древостое Кадниковского лесничества в 1956 г.

По оси абсцисс — возраст хвои (в годах); *по оси ординат* — вес хвои определенного возраста в процентах от общего веса хвои в кроне. Диаметр дерева на высоте груди: *1* — 6.2 см, *2* — 10.2 см, *3* — 14.0 см, *4* — 17.8 см, *5* — 22.8 см, *6* — 27.0 см.

нями и, очевидно, погодные условия данного года, наряду с другими факторами. Таким образом, распределение хвои по возрастам в различные годы может быть (и, очевидно, чаще всего и бывает) различным. И если говорить о распределении хвои ели по ее возрастам вообще, то необходимо брать средние данные за несколько лет.

Однако у ели даже резкие отклонения в отдельные годы от среднего количества появляющейся ежегодно хвои не ведут к значительному изменению общего веса хвои в древостое, так как хвоя держится на дереве несколько лет. Так, например, общая

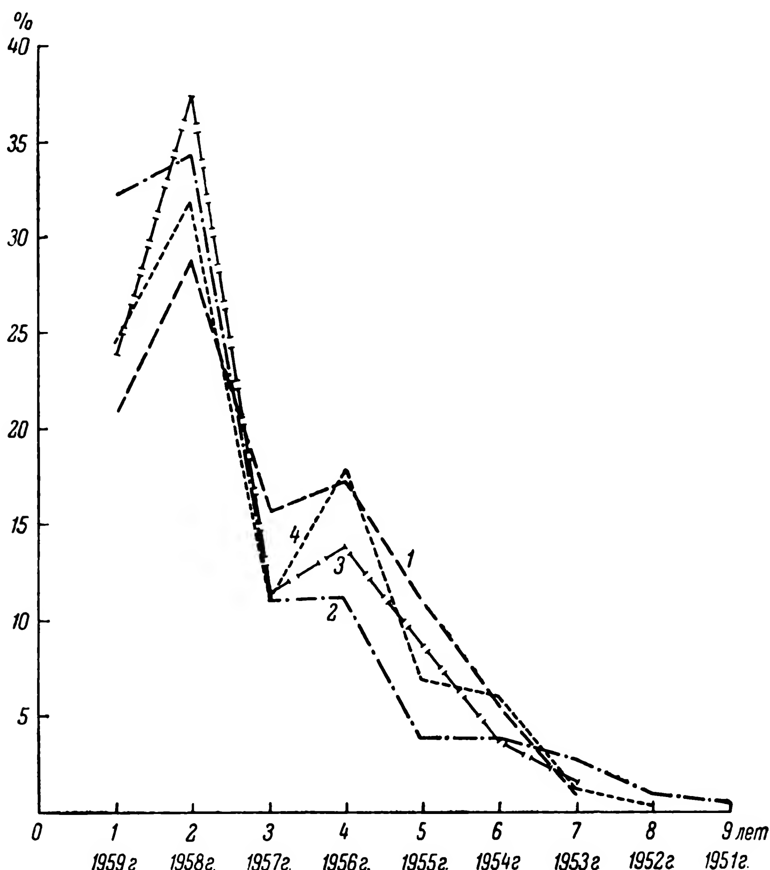


Рис. 3. Распределение сырой еловой хвои по ее возрастам (в процентах от общей массы хвои дерева) в 75-летних ельниках Валдайского лесничества в 1959 г.

По оси абсцисс — возраст хвои и год ее появления; *по оси ординат* — вес хвои определенного возраста в процентах от общего веса хвои в кроне. Диаметр деревьев на высоте груди: *1* — 30 см, пробн. площадь № 4; *2* — 36 см, там же; *3* — 39 см, пробн. площадь № 3; *4* — 31 см, там же.

масса хвои на 1 га в 130-летнем ельнике Кадниковского лесничества оказалась одинаковой и в 1954, и в 1955, и в 1956 гг.

Распределение хвои по ее возрастам в абсолютно сухом виде выглядит несколько иначе, чем в сыром (рис. 5). Но это касается прежде всего однолетней хвои, которая имеет значительно более высокую влажность и потому в сухом виде составляет значительно меньшую долю в весе всей хвои, чем в сыром виде. Это перераспределение касается и всей остальной хвои. Процент по весу молодой хвои (в подавляющем большинстве случаев одно-двух-трехлетнего возраста) в сыром виде на дереве больше, чем в сухом, и, наоборот, хвоя старших возрастов составляет бо́льшую долю в общей массе в сухом виде.

По данным А. А. Молчанова (1952), ель в зоне смешанных лесов имеет шестисемилетнюю хвою, а в зоне тайги 11—12-летнюю.

Хвоя у ели в Кадниковском лесничестве держится на ветвях частично до 11—12 лет, в отдельных случаях до 14 лет, а в Валдайском до 10 и, редко, до 11 лет. Таким образом, с улучшением условий роста ели хвоя на ветвях держится меньшее количество

%

130 37 58

Возраст (в годах)

Рис. 4. Распределение сырой еловой хвои по ее возрастам (в процентах от общей массы хвои дерева) в древостоях различного возраста Кадниковского лесничества в 1956 г. (осредненные данные по нескольким модельным деревьям).

По оси абсцисс — возраст хвои в годах; *по оси ординат* — вес хвои определенного возраста в процентах от общего веса хвои в кроне. *Цифры при кривых* означают возраст древостоя (в годах).

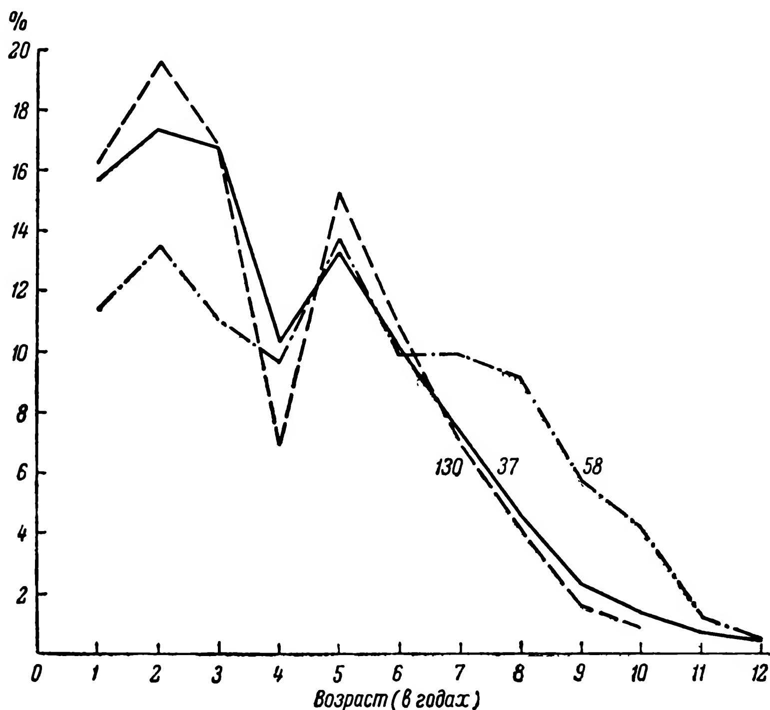


Рис. 5. Распределение еловой хвои в абсолютно сухом состоянии по ее возрастам (в процентах от общей массы хвои дерева) в древостоях различного возраста Кадниковского лесничества в 1956 г. (осредненные данные по нескольким модельным деревьям).

Обозначения те же, что на рис. 4.

лет. В Валдайском лесничестве в 75-летних ельниках нами наблюдалось, что на ветвях северной экспозиции хвоя держится дольше, чем на ветвях южной экспозиции, причем разница во времени составляет 1—2 года.

Особенностей в распределении хвои по ее возрастам в зависимости от возраста древостоя не наблюдается, кроме единственного случая с 18-летним молодняком Кадниковского лесничества, где процент молодой хвои в общей ее массе был значительно выше по сравнению с остальными древостоями этого лесничества. Тем же самым отличаются древостои Валдая от древостоев Кадниковского лесничества: у первых в общей массе хвои преобладает хвоя младших возрастов и, особенно, двух-трехлетняя.

На весовое распределение хвои по возрастам влияют, очевидно, противоположно направленные процессы: с одной стороны, с увеличением собственного возраста происходит нарастание веса отдельной хвоинки (Данилов, 1948), увеличивается количество зольных веществ в ней (Паршевников, 1959), а с другой — уменьшается влажность хвои и происходит опадение части хвоинок. Особенно ярко выражено уменьшение количества хвои старшего возраста, начиная с 5—6 лет, как в Кадниковском, так и в Валдайском лесничествах. Очевидно, что с этого возраста начинается усиленное опадение хвои.

На основании рассмотренных выше данных о распределении хвои по возрастам у отдельных деревьев была распределена по возрастам общая масса хвои древостоев (табл. 3). Как уже ранее отмечалось для отдельных деревьев, количество хвои начиная с двухгодичного возраста уменьшается. Однако в древостоях Кадниковского лесничества это уменьшение становится отчетливо заметным лишь начиная с хвои пятилетнего возраста; до этого же возраста эта закономерность завуалирована влиянием условий среды. Для конкретных условий 1955 и 1956 гг. можно грубо считать (для Кадниковского лесничества), что массы хвои каждого возраста, примерно до 5 лет включительно, близки между собою, и вес хвои каждого из этих возрастов в среднем составляет в 18-летнем молодняке 16%, в 37- и 105-летних 13%, в 58-летних 12% и в 130-летних 15%, а в среднем 14% от общей массы хвои.

ТАБЛИЦА 3

1) Распределение еловой хвои по ее возрастам в сыром виде (в процентах от общего веса хвои в древостое), 2) общий вес хвои и 3) вес всей зеленой массы древостоев (в т/га)

Возраст хвои (в годах)	Кадниковское лесничество							Валдай	
	возраст древостоя (в годах)								
	18	37	58	105	130	в среднем: фактическое	в среднем: предполагаемое	22	75
1) Распределение еловой хвои по ее возрастам в сыром виде									
1	19.7	15.1	12.3	13.2	17.7	15.6	15.6	26.6	25.3
2	15.2	14.7	13.5	13.3	20.7	15.4	15.4	26.5	33.2
3	12.3	12.6	10.4	9.5	13.6	11.7	13.7	19.7	12.3
4	18.3	12.0	10.2	13.5	8.8	12.5	12.3	17.2	15.0
5	12.7	11.4	13.6	12.0	13.7	12.7	10.9	7.3	7.6
6	7.9	10.1	10.0	10.1	10.7	9.8	9.8	2.4	4.7
7	6.6	9.2	9.1	10.1	6.9	8.4	8.4	0.3	1.5
8	3.7	6.9	9.0	8.2	4.1	6.4	6.4	—	0.3
9	2.6	4.6	5.7	4.8	2.0	3.9	3.9	—	0.1
10	0.8	2.0	4.2	2.5	0.8	2.1	2.1	—	—
11	0.2	1.0	1.2	1.9	0.6	1.0	1.0	—	—
12	—	0.4	0.7	0.8	0.3	0.4	0.4	—	—
13	—	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	—	—
Итого	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
2) Общий вес хвои									
	5.45	11.87	9.29	23.19	18.58	—	—	12.77	Нет данных
3) Вес всей зеленой массы									
	13.50	18.57	17.47	23.84	19.96	—	—	15.82	Нет данных

Однако можно предполагать, что если бы сезонные условия роста хвои в течение 5—6 лет перед исследованием были бы средними или если бы само исследование велось в течение по крайней мере 6 лет, то распределение хвои по возрастам имело бы вид плавно падающей кривой (табл. 3), т. е. такой, как выявляется в 37-летнем древостое Кадниковского лесничества и в 22-летнем ельнике Валдайского лесничества; при этом в сыром виде вес хвои каждого последующего возраста неизменно был бы все меньшим и меньшим.

Литература

Данилов М. Д. (1948). Изменение веса и влажности хвои ели обыкновенной и пихты сибирской в связи с собственным возрастом и возрастом дерева. ДАН СССР, 61, 2. — Иванов Л. А. и Н. Л. Коссович. (1932). О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород, II. Бот. журн. СССР, 1. — Кощеев А. Л. (1955а). Транспирационная деятельность возобновляющихся древостоев как основной фактор разоблачивания вырубок. Тр. Инст. леса, XXVI. — Кощеев А. Л. (1955б). Заболачивание вырубок и меры борьбы с ними. — Молчанов А. А. (1952). Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. — Паршевников А. А. (1959). Изменение зольного состава хвои с возрастом в некоторых типах еловых лесов. Бот. журн., 2. — Федоров С. Ф. (1957). Испарение в условиях леса. Тр. Гос. гидролог. инст., 59. — Burger H. (1939). Kronenaufbau gleichalteriger Nadelholzbestände. Mitteilungen der schweizerischen Anstalt für das Forstliche Versuchswesen, XXI, 1.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР,
с. Успенское Московской обл.

(Получено 6 IV 1960).

Р. М. Пенькова

ТИПЫ ВЕТВЛЕНИЯ ЯБЛОНИ

С 6 рисунками

Изучение закономерностей строения и развития крон плодовых деревьев имеет большое практическое значение в связи с проблемой увеличения продуктивности плодовых культур. С целью установления типов ветвления у яблонь в связи с урожайностью и было проведено настоящее исследование.

В литературе вопрос о типах ветвления плодовых растений освещен слабо. Большая работа Е. И. Гусевой (1951) посвящена вопросу о формировании в кроне боковых ветвей разного порядка и рассмотрению их биологических и морфологических особенностей, но не касается типов ветвления.

Имеются данные о типах ветвления у чайного куста, полученные К. Е. Бахтадзе (1948). Автор указывает, что для чайного куста характерен моноподиальный тип ветвления. Но моноподий у чайного куста иногда и не формируется вследствие причин внешнего порядка (подрезка, прищипка, поломка, повреждение верхушек побегов чайной молью), и тип ветвления превращается в симподиальный.

Что же касается яблони, то у П. М. Жуковского (1949) есть указания, что она обладает симподиальным типом ветвления, как и большинство плодовых пород (груша, слива, персик, абрикос, вишня, инжир, грецкий орех, цитрусовые).

По И. Г. Серебрякову (1952), лесной яблоне (*M. silvestris*) свойственно моноподиальное ветвление, однако в другом случае он пишет: «У яблони цветоносные укороченные побеги симподиальны, ростовые моноподиальны». Для уточнения вопроса, какой тип ветвления присущ яблоне и насколько он постоянен, нами и было проведено настоящее исследование.

Работа проводилась на экспериментальной базе Узбекского научно-исследовательского института садоводства и виноградарства им. акад. Р. Р. Шредера в течение 1953, 1954 и 1956 гг. Для изучения были взяты сорта: Налив белый, Ренет Симиренко, Розмарин, Кандиль синап, Наполеон, а также яблони, используемые в качестве подвоев: бабаарабская — одна из форм *M. turkmenorum*; бостандыкская, чимганская, алмаатинская — формы среднеазиатской *M. sieversii*; кавказская, или восточная, яблоня — *M. orientalis*.

Была принята следующая методика. Характер и тип ветвления у яблони изучались по отдельным сортам и возрастным группам: сеянцы, саженцы-однолетки, взрослые деревья в разные периоды их жизни и при разных приемах агротехники.

Из опытов П. Г. Шитт и Е. И. Гусевой известно, что существует большой морфологический параллелизм в развитии одноименных частей кроны у деревьев одного и того же сорта и возраста. Такой же параллелизм существует между развитием и строением кроны в целом и ее основных ветвей, а также второстепенных крупных скелетных ветвей с их разветвлениями. По Е. И. Гусевой (1935), «процентное соотношение

порядков близко между собою не только у разных деревьев (одного и того же сорта и возраста), но оно также очень близко как у дерева в целом, так и у его основных нижних суков (имеющих все порядки ветвления) и даже у сучков второго порядка ветвления, если они богаты разветвлениями».

Это положение дает основание брать для наблюдения не крону в целом, а лишь по одной более или менее однородной ветви с одной и той же стороны кроны у всех подопытных деревьев. В конечном итоге получаются вполне сравнимые результаты, которые можно отнести ко всему дереву в целом.

В нашем исследовании мы брали у сеянцев и саженцев все растение в целом, у молодых деревьев — основную ветвь первого порядка со всеми его разветвлениями. В кроне деревьев в возрасте 20 лет и старше на каждом дереве выбирали ветвь второго порядка с одной и той же стороны кроны (юго-западной). Наблюдения велись по порядкам ветвления.

Если верхушка того или иного прироста прекратила рост и продолжение роста ветви пошло из боковой почки, то устанавливали причину этого явления (обрезка, усыхание верхушки или образование плодовой сумки) и отмечали, к какому типу ветвления данный прирост относится и какое количество плодов на нем находится. После описания прироста первого порядка описывали ветви второго порядка таким же точно образом, а затем ветви третьего порядка и всех последующих порядков, сколько их было на ветви, идя от основания к верхушке.

Все представленные в табл. 1—5 данные являются средними, полученными при изучении 5 растений в питомнике (сеянцы, саженцы) или 3 взрослых дерева в саду.

Ветвление является формой роста, приводящей к увеличению числа побегов.



Рис. 1. Ложнодихотомическое ветвление яблони сорта Налив белый.

Согласно указанию И. Г. Серебрякова, многолетние растения морфологически представляют собой систему последовательно образующихся поколений годичных побегов, связанных друг с другом моноподиально или симподиально.

Моноподиальное ветвление у плодовых культур, в частности яблони, выражается в том, что образование новых приростов идет из верхушечной почки. Причем на протяжении всей длины подопытной ветви моноподиальное ветвление может не оставаться постоянным, т. е. не всегда рост годичных побегов возобновляется из верхушечной почки.

Когда по той или иной причине рост верхушечной почки прекращался (превращение верхушечной почки в плодовую, отмирание верхушки, обрезка) и в дальнейшем начинался уже из ближайшей к верхушке боковой почки, то такое ветвление мы относили к симподиальному. Этот тип ветвления через 1—2 года, если не применяется ежегодная прищипка, теряет свойство симподиальности, так как рост снова может возобновиться из верхушечной почки. Если рост возобновляется из двух боковых почек, когда верхушечная почка превращается в плодовую и на вершине плодовой сумки наряду с плодами из боковых пазушных почек развиваются два побега, т. е. образуется развилка, то такое ветвление мы назвали ложнодихотомическим типом ветвления, по внешнему сходству с нормальным дихотомическим ветвлением (рис. 1).

Ложнодихотомическое ветвление встречается сравнительно редко. Замечено, что такой тип ветвления чаще всего встречается в годы с большим урожаем на дереве.

Встречались также случаи, когда верхушечная почка растущего побега, как бы расщепляясь, давала два самостоятельных побега — развилку под острым углом. На следующий год такое ветвление не возобновлялось, а шло по типу моноподиального. Такое ветвление, встреченное нами в очень небольшом количестве (среди изучаемых сортов и форм только у Розмарина), мы считаем дихотомическим вследствие определенного сходства с истинной дихотомией (рис. 2).

В практике садоводства ветвление двух указанных типов, дихотомическое и ложнодихотомическое, считается неблагоприятным, так как при этом образуются развилки, иногда при обильном урожае разламывающиеся. Поэтому при обрезке рекомендуют одну из ветвей развилки удалять или укорачивать, превращая ее в соподчиненную боковую ветвь.



Рис. 2. Дихотомическое ветвление яблони сорта Розмарин.

Переходим к анализу полученного материала.

При наблюдении за типом ветвления у сеянцев было установлено, что к концу года образовывались только ветви первого порядка, на концах которых были вполне сформированные ростовые почки. Такой же почкой заканчивался и основной побег. В следующем году возобновление роста шло из верхушечных почек, т. е. моноподиально.

Сказанное о сеянцах в полной мере относится и к саженцам. Если к молодым деревцам, высаженным в сад, не применять прищипку или укорачивающую обрезку, то до появления цветков на дереве (у разных сортов в разном возрасте) тип ветвления остается моноподиальным. С переходом к цветению и плодоношению часть вегетативных побегов неизбежно теряет свойство моноподиальности, и тип ветвления становится смешанным. Изменение типов ветвления по возрастам может быть иллюстрировано на сорте Розмарин (табл. 1).

Из этой табл. видно, что до начала плодоношения преобладает моноподиальный тип ветвления. В 20-летнем возрасте 29.7% падает на симподии, а в 50 лет они составляют 42%. Следует отметить, что симподиальное ветвление в старом возрасте вызывается не только образованием соцветия на месте верхушечной почки или обрезкой, но и в результате отмирания верхушки вегетативного побега.

Как показали наши исследования, отдельные порядки ветвления отличаются между собой по количеству того или иного типа ветвления. В качестве примера можно привести данные учета количества ветвлений на подопытных ветвях Налива белого (табл. 2), уже вступившего в фазу плодоношения (7 лет).

На ветвях второго и третьего порядков возрастает количество веточек симподиального ветвления. Так, на третий порядок приходится 25.7% ветвей симподиального типа ветвления от общего количества ветвей на опытной ветви. Здесь же следует указать, что второй и особенно третий порядки ветвей у яблони наиболее продуктивны. На этих ветвях у плодоносящих деревьев размещается основная масса плодовых образований.

С возрастом дерева увеличивается не только симподиальный тип ветвления, но и количество плодов на симподиальных ветвях, что можно видеть из табл. 3, где приводятся данные по сорту Розмарин.

Из этой таблицы следует, что уже в 28-летнем возрасте Розмарин дает 41.0% плодов на симподиях, тогда как в начале плодоношения урожай на симподиях составлял 22.7%.

ТАБЛИЦА 1

Процентное соотношение ветвей разного типа ветвления в кроне дерева яблони сорта Розмарин

Тип ветвления	Возраст деревьев					
	в питомнике (однолетки)	5 лет	9 лет	20 лет	28 лет	50 лет
Моноподиальный	100	95.0	65.5	65.0	65.0	48.4
Симподиальный	—	4.7	28.4	29.7	32.3	42.0
Ложнодихотомический	—	—	5.7	5.3	2.7	9.6
Дихотомический	—	0.3	0.2	—	—	—

ТАБЛИЦА 2

Количество типов ветвления на ветвях разного порядка (сорт Налив белый)

Тип ветвления	Порядки ветвления								Всего	
	первый		второй		третий		четвертый			
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Моноподиальный	5	2.2	36	15.7	67	29.6	24	10.4	132	57.9
Симподиальный	1	0.4	21	9.1	59	25.7	6	2.6	87	37.8
Ложнодихотомический	0	—	3	1.3	6	2.6	1	0.4	10	4.3

ТАБЛИЦА 3

Плодоношение на различных типах ветвления (процентное соотношение количества плодов) сорта Розмарин

Тип ветвления	Возраст деревьев		
	9 лет	20 лет	28 лет
Моноподиальный	77.3	71.3	55.9
Симподиальный	22.7	27.5	41.0
Ложнодихотомический	—	1.2	3.1

ТАБЛИЦА 4

Процентное соотношение ветвей различного типа ветвления у деревьев в возрасте плодоношения (18—20 лет)

Сорта	Тип ветвления			
	моноподиальный	симподиальный	ложнодихотомический	дихотомический
Налив белый	70.1	20.9	9.0	—
Розмарин	65.0	29.7	5.1	0.2
Ренет Симиренко	65.7	31.6	2.7	—
Кавказская	77.8	16.7	5.5	—
Алмаатинская	90.4	9.1	0.5	—
Чимганская	75.9	21.5	2.6	—
Бостандыкская	86.0	10.6	3.4	—
Бабаарабская	78.6	17.3	4.1	—

Приводим в табл. 4 данные процентного соотношения ветвей разного типа ветвления для ряда сортов и форм яблони в возрасте плодоношения.

По количеству ветвей того или иного типа в кроне, отдельные сорта и формы яблони несколько отличаются друг от друга, но несомненно одно, что ветви с моноподиальным ветвлением во все возрастные периоды составляют наибольший процент. Так, в кроне алмаатинской яблони моноподиальные ветви составляют 90.4%, а симподиальные только 9.1%. У чимганской яблони моноподиев 75 9%, а симподиев 21.5%. Если взять культурные сорта, то здесь бросается в глаза наличие большого количества симподиев, особенно у Розмарина и Ренета Симиренко (29.7—31.6%), что, по нашему мнению, связано с их большой урожайностью.

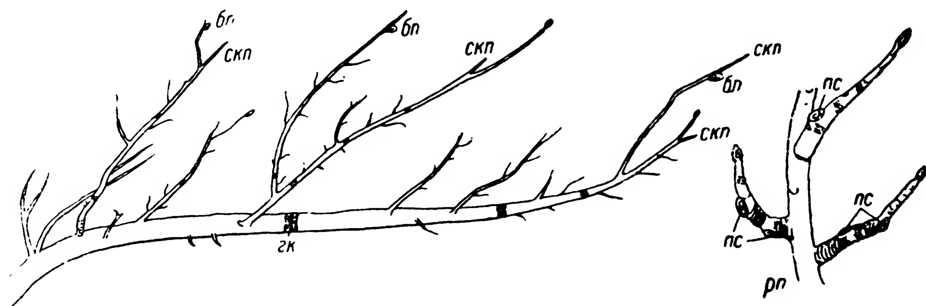


Рис. 3. Схематическое изображение характера ветвления вегетативных побегов у бостандыкской яблони.

бп — боковая почка; *скп* — сухой конец побега; *пс* — плодовая сумка; *рп* — репродуктивный побег.

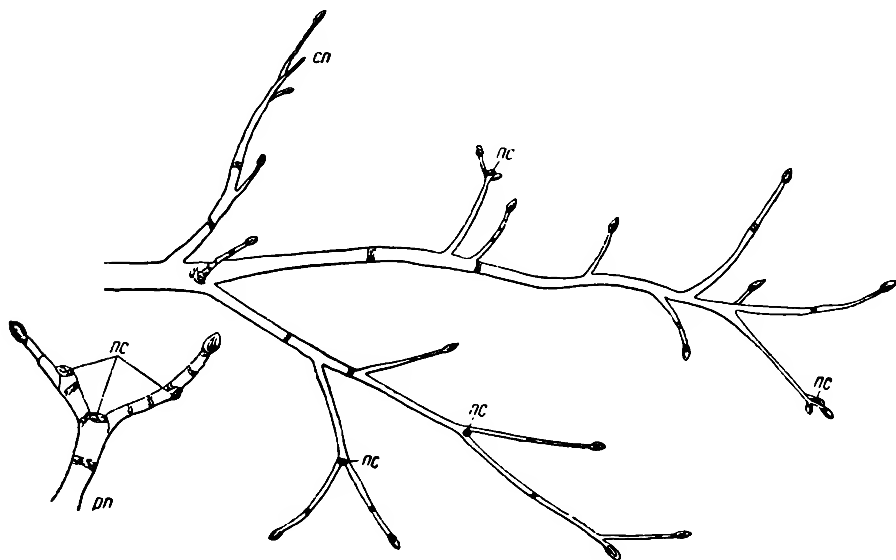


Рис. 4. Схематическое изображение характера ветвления вегетативных побегов у алмаатинской яблони.

сп — сухой побег. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

П. М. Жуковский сравнивает симподиальное ветвление с чеканкой растений, т. е. искусственным удалением верхушек стеблей, тормозящих распускание пазушных почек. А каждое последующее отмирание верхушечных почек улучшает для пазушных почек баланс ауксинов и способствует тем самым заложению в массовом количестве новых почек.

Наличием у Налива белого значительного процента (9.0%) ложнодихотомического ветвления следует объяснить способностью этого сорта плодоносить на концах однолетних побегов.

Исследования показали, что каждый сорт имеет свои особенности ветвления. На рис. 3, 4, 5, 6, сделанных с натуры, изображен тип ветвления чимганской, бостан-

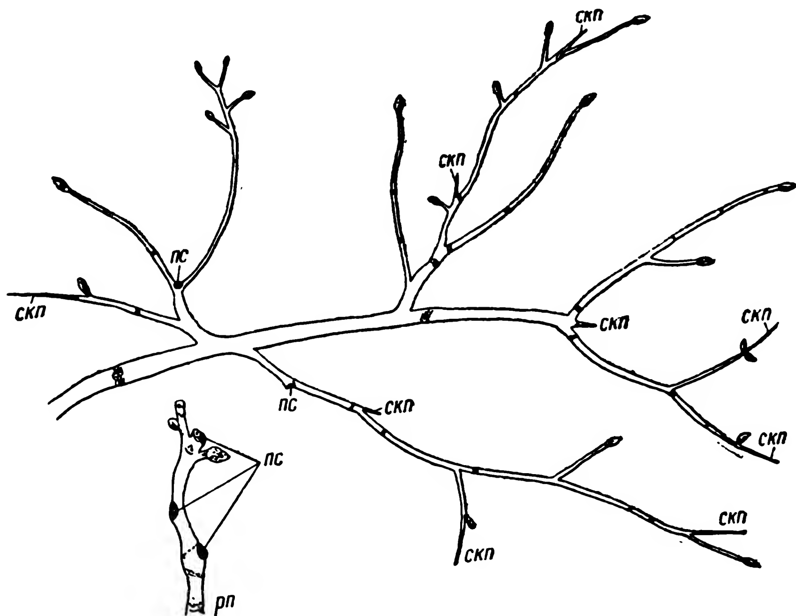


Рис. 5. Схематическое изображение характера ветвления вегетативных побегов у чимганской яблони.

Обозначения те же, что на рис. 3.

дыкской, алмаатинской и кавказской яблонь, не подвергавшихся систематической обрезке. Как видно из рисунков, у чимганской, бостандыкской и кавказской яблонь

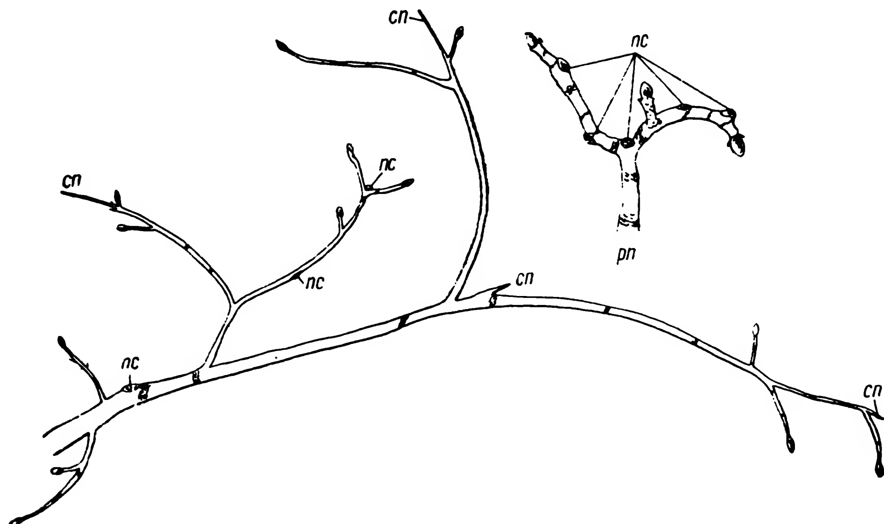


Рис. 6. Схематическое изображение характера ветвления вегетативных побегов у кавказской яблони.

Обозначения те же, что на рис. 3 и 4.

к симподиальному ветвлению приводит в большинстве случаев отмирание верхушки вегетативных побегов, тогда как у алмаатинской это ветвление получается вследствие образования соцветия на месте верхушечной почки

Изучение влияния агротехники на ветвление яблонь показало, что обрезка является наиболее эффективным приемом, способствующим изменению ветвления в сторону симподиального (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Влияние удобрения и прищипки на ветвление яблони сорта Налив белый 6-летнего возраста

Варианты опытов	Типы ветвления (соотношение типов в %)		
	моноподиальный	симподиальный	ложнодихотомический
Органоминеральное удобрение + прищипка	62.2	36.9	0.9
Органоминеральное удобрение	88.3	10.2	1.5
Контроль (без удобрения и прищипки)	89.5	10.5	—

Удобрение, внесенное в количестве N 120+P 60 кг (действующее начало на га+ +10 т перегноя на 1 га), не оказало значительного влияния на изменение типов ветвления. В первом варианте, где, кроме тех же удобрений, была сделана в июне прищипка побегов, количество ветвей симподиального типа ветвления значительно увеличилось.

Согласно вышеизложенному, симподиальный тип ветвления обеспечивает закладку большого количества плодовых почек. Следовательно, прищипка способствует повышению урожайности.

Следует отметить, что все плодовые образования яблони до первого цветения имеют тип ветвления моноподиальный, но с переходом к цветению и плодоношению свойство моноподиальности теряется, ветвление становится смешанным, т. е. моноподиальное ветвление чередуется с симподиальным, что особенно хорошо заметно у сортов с резкой периодичностью плодоношения. У плодушек можно встретить и ложнодихотомическое ветвление; в последнем случае плодушки в дальнейшем превращаются в побеги ростового типа.

Выводы

1. У яблони тип ветвления смешанный. Моноподиальный тип ветвления свойствен деревьям в молодом возрасте, еще не вступившим в плодоношение. С вступлением же их в период плодоношения появляются ложнодихотомическое и симподиальное ветвления.

2. Процентное соотношение разных типов ветвления зависит как от сорта, так и от возраста дерева.

3. Плодовые образования имеют в основном симподиальный тип ветвления, но в годы без урожая ветвление бывает моноподиальное.

4. Моноподиальный тип ветвления связан более с вегетативным ростом, а симподиальный стимулирует развитие плодовых образований. Поэтому, регулируя соотношение между тем и другим типом ветвления, можно управлять ростом и плодоношением дерева, что чрезвычайно важно при переключении деревьев, в частности яблони, на ежегодное плодоношение. Как прием, способствующий изменению моноподиального типа ветвления в симподиальный, можно рекомендовать прищипку зеленых побегов.

Литература

Бахтадзе К. Е. (1948). Биология побегообразования у чайного растения. Бюлл. Инст. чая и субтропич. культур, 1. — Гусева Е. И. (1934). К методике изучения плодовых растений. Тр. Сочинск. плод.-зон. опытн. ст., VIII. — Гусева Е. И. (1935). Влияние минеральных удобрений на рост и плодоношение сливы. Химизац. сельск. хоз., 4. — Гусева Е. И. (1951). Биологические основы обрезки цитрусовых культур для получения высоких и устойчивых урожаев. — Жуковский П. М. (1949). Ботаника. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений.

(Получено 9 XI 1959).

Н. С. Голубкова

НОВЫЕ ДЛЯ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ

Изучение лишайниковой флоры Московской области по гербарным материалам Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Московского государственного университета им. Ломоносова и Главного ботанического сада АН СССР, а также на основании литературных данных и собственных сборов в 1955—1957 гг. показало, что флора лишайников Московской и смежных с нею областей насчитывает в настоящее время 351 вид, 126 разновидностей и форм. Из этих лишайников 91 вид еще не указан в литературе для Московской области, а некоторые из них и для средней части европейской территории СССР. Один вид — *Bacidia chlorococca* Lett. впервые указывается для всего Советского Союза. Характеристика лишайниковой растительности Московской области была дана нами в Ботаническом журнале (№ 2 за 1959 г.). В настоящей статье в качестве дополнения мы приводим систематический список 80 видов лишайников, которые либо впервые найдены нами в Московской области, либо были собраны другими авторами (А. А. Еленкиным, Б. А. Федченко, И. П. Петровым, Н. А. Комарницким и др.) и хранились в Гербарии Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и Гербарии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, но до сих пор не были опубликованы. В основном эти виды впервые приводятся для Московской области, поэтому в списке, чтобы избежать повторения, мы указываем только районы ее, опуская название области. Если же вид приводится впервые для одной из смежных с Московской областей, то в списке отмечается также название области.

В прилагаемом списке приняты следующие сокращения:

Алд. — г. Александров
Бор. — Боровский район
Вл. обл. — Владимирская область
Вш. Вол. — Вышний Волочек
Вер. — Верейский район
Гж. — Гжатский район
Дм. — Дмитровский район
Елн. — Ельнинский район
Еп. — Епифановский район
Кал. обл. — Калининская область
Калж. обл. — Калужская обл.
Кл. — Клинский район
Кун. — Кунцевский район
Лихсл. — Лихославль
М. — Москва
Мож. — Можайский район
Мыт. — Мытищенский район
Н.-Ф. — Наро-Фоминский район
Пд. — Подольский район
Пдлк. — г. Подольск
Пуш. — Пушкинский район
Рзн. — г. Рязань
Руз. — Рузский район
Ряз. обл. — Рязанская область
См. обл. — Смоленская область
Спх. — Серпуховский район
Талд. — Талдомский район
Тул. обл. — Тульская обл.
Ув. — Уваровский район
Ух. — Ухтомский район
Хим. — Химкинский район.

Систематический список видов

Lecanora dispersa (Pers.) Röhl., Спх.; *L. intumescens* (Rebent.) Rabh., Пд.; *L. leptyrodes* (Nyl.) Nills., Мож., Вл. обл., Алд.; *L. saepimentorum* Savicz, Руз.; *L. subfuscata* H. Magn., Руз., Ув., Спх., Н.-Ф., Талд.; *Pertusaria maculata* Erichs, Ув., Талд.; *Candelariella aurella* (Hoffm.) A. Z., Спх.; *Bacidia albescens* (Hepp.) Zwackh., Спх.; *B. chlorococca* Lett., Ув., Руз., Талд., Н.-Ф., Спх; *B. nitschkeana*, Н.-Ф., Спх.; *Biatorina lenticularis* (Ach.) Körb., Ув.; *B. synothea*, Ув.; *Biatora atroviridis* Hellb., Талд.; *B. coarctata* (Turn.) Th. Fr., Пдлк.; *B. helvola* Körb., Руз. Талд.; *B. humosa* Arn., Спх., Ув.; *B. lignaria* Arn., Н.-Ф.; *B. minuta* Hepp., Руз., Талд., Ув.; *B. misella* (Nyl.) Falkl., Руз.; *B. sylvana* Körb., Талд.; *B. symmictella* (Nyl.) Arn., Руз.; *Lecidea erratica* Körb., Спх.; *Catocarpon polycarpum* (Hepp.) Stein., Кун., Спх.; *Rhizocarpon obscuratum* (Ach.) Mass., Кун.; *Cladonia gracilescens* (Flk.) Vain., Спх., Дм.; *C. impexa* Harm. var. *impexa*, Дм., var. *laxiuscula* (Del.) Sandst., Мож., f. *pumila* (Ach.) Rabh., Пуш., var. *spumosa* Floerk., около М.; *Anaptychia fusca* (Huds.) Vain., Кал. обл., Вш. Вол.; *Physcia elaeina* (Sm.) A. L. Sm., Тул. обл., Еп.; *Ph. nigricans* Stzbgr. emend Du Rietz, Ув., Кал. обл., Вш. Вол., Вл. обл., Алд.; *Ph. sciastra* (Ach.) Du Rietz, См. обл., Елн.; *Ph. teretiuscula* (Ach.) Lynge, окр. М.; *Rinodina bischoffi* (Hepp.) Mass., Пдлк.; *R. pyrina* (Ach.) Arn., Ув.; *R. sophodes* (Ach.) Mass., Пд.; *Buellia lauri-cassiae* (Fee.) Müller Arg., См. обл., Елн.; *B. punctata* (Hoffm.) Mass., Мож., М., Мыт., Спх., Руз., Ув.; *B. schaereri* D. Notrs., Талд., Рзн.; *Peltigera horizontalis* (Huds.) Baumg., Дм.; *Leptogium lichenoides* (L.) A. Z., Кл., Пд.; *L. microphyllum* (Ach.) Leight., См. обл., Гж.; *L. subtile* (Schrad.) Torss., Хим.; *Xylographa abietina* (Pers.) A. Z. var. *parallella* (Ach.) Redgr., Ув., Талд.; *Opegrapha atra* Pers. var. *arthonoidea* Leight, Вер., var. *denigrata* (Ach.) Schaer., Вер., var. *stenocarpa* (Ach.) Duf., Вер.; *O. diaphora* Ach., М.; *O. lichenoides* Pers., Н.-Ф.; *O. lithyrga* Ach., Пд.; *O. pulicaris* (Hoffm.) Schrad., Н.-Ф.,

Руз., Ув.; *O. rufescens* Pers., Руз., Ув., Калж. обл., Бор.; *O. viridis* Pers., Мыт.; *Arthonia dispersa* Nyl., Спх.; *A. mediella* Nyl., Мож.; *A. punctiformis* Ach., Руз., Талд.; *A. reniformis* (Pers.) Röhl., Руз.; *Calicium lenticulatum* Ach., Мож.; *C. quercinum* Pers., См. обл.; *C. subtile* Pers., Талд., Ув.; *C. trabinellum* Ach., Руз., Талд., Ув.; *Chaenotheca brunneola* (Ach.) Müll. Arg., Дм., См. обл., Елн.; *Ch. chrysocephala* (Turn.) Th. Fr., Пд., Талд.; *Ch. trichialis* (Ach.) Hellb., Пд., Руз., См. обл., Елн.; *Coniocybe furfuracea* (L.) Ach., Пд., Ув., См. обл.; *C. pallida* (Pers.) Fries., Ув.; *Stenocybe pullatula* (Ach.) Stein, Талд.; *Microthelia atomaria* (DC.) Körb., Руз.; *Verrucaria acrotella* (Sm.) Ach., Кун., Ув.; *V. aethiobola* Wahlbg., Вер.; *V. maculiformis* Krmph., Ув.; *V. margacea* Wahlbg., Хим., Кал. обл., Лихсл.; *V. nigrescens* (Ach.) Pers., Пдлк.; *V. viridula* (Schrad.) Ach., Пдлк.; *Acrocordia alba* (Schrad.) B. de Lesd., Ув., См. обл., Гж.; *A. biformis* (Borr.) Arn., Тул. обл., Еп.; *Arthopyrenia analepta* (Ach.) Mass., Мож.; *Leptorhaphis epidermidis* (Ach.) Th. Fr., Руз., Спх.; *L. lucida* Körb., Дм., Спх., Талд.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 III 1960).

Л. Н. Слизик

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *CONIUM MACULATUM* L. В КРЫМУ

С 2 рисунками

В 1959 г. в Крыму, на территории Керченского полуострова, сотрудниками Никитского ботанического сада И. Н. Котовой, Л. Н. Слизик и С. К. Кожевниковой, под руководством проф. Н. И. Рубцова, были проведены геоботанические исследования. Во время этих исследований был установлен интересный факт значительного распространения болиголова в изученном районе.



Рис. 1. Заросли *Conium maculatum* в посеве пшеницы (отмечено крестиком) в окрестностях с. Партизаны на Керченском полуострове.

Conium maculatum L. — сорно-рудеральный вид с западно-палеарктическим ареалом. В настоящее время он занесен в Америку.

Во «Флоре Крыма» (1953) этот вид указывается для горного Крыма, но не приводится для яйлы. Однако Н. М. Чернова (1951) отмечала его на западных яйлах. Л. А. Привалова (1956) впервые обнаружила болиголов на восточных яйлах. В другой своей работе, посвященной яйлам Бабугана и Чатырдага, Привалова (1958) указывает, что болиголов встречается почти на всех яйлах изредка, в виде небольших зарослей у кошар и жилья, и отсутствует лишь на Байдарской яйле, Бабугане, Чатырдаге и Тырке.

В настоящее время этот вид найден и на Керченском полуострове. Он встречается здесь в виде больших зарослей площадью 150—250 кв. м и более. Заросли были отмечены в следующих пунктах: 1) юго-западнее Тобечикского озера, на склоне близ дороги; 2) между д. Юркино (Юраков кут) и с. Партизаны (Аджи-Мушкай), у дороги; 3) южнее д. Мысовая (Мама́-русская), на месте бывшей татарской деревни Мама́-татарская; 4) в окрестностях с. Октябрьское (Куручу́), на развалинах хутора. Болиголов был отмечен также как сорное в посевах пшеницы; так у с. Октябрьское он встречается в посеве отдельными экземплярами, а в окрестностях с. Партизаны — в виде значительных зарослей (рис. 1). Факт засорения болиголовом посевов зерновых является довольно необычным.

Интересно выяснить историю распространения болиголова в Крыму.

Восточные яйлы в разное время неоднократно исследовались. Их посетили Дюбуа де Монпере (1843 г.), В. И. Талиев (1898 и 1904 гг.), Н. А. Буш (1904 г.), Е. В. Вульф (1913—1915 гг.), но в работах этих авторов отсутствуют указания на болиголов. Впервые его отмечает Л. А. Привалова (1956). Можно предположить, что это растение занесено на восточные яйлы недавно, вероятно по скотопрогонам, так как оно обитает преимущественно у кошар и жилья. Это кажется вполне вероятным, если принять во внимание, что, по указаниям «Флоры Крыма», болиголов был отмечен ранее в окрестностях Симферополя (сборы Зеленецкого) и Белогорска (сборы Анисимовой и Цыриной), т. е. в пунктах, довольно близких к восточным яйлам и связанных с яйлами своим животноводческим хозяйством.



Рис. 2. Местонахождения *Conium maculatum* на Керченском полуострове.

1 — ранее известные местонахождения; *2* — впервые обнаруженные местонахождения.

На Керченский полуостров болиголов, по всей вероятности, также проник недавно. Во флористических работах Е. В. Шифферс (1929) и Е. В. Вульфа (1929), посвященных этой территории, он не указан, хотя Е. В. Вульф в список флоры Керченского полуострова включил, кроме своих сборов, сборы Б. Н. Клопотова, сделанные в 1905—1908 гг., Е. В. Шифферс, 1928 г., и литературные данные других авторов.

Для соседнего района на востоке (Таманский полуостров) этот вид также не указывается (Шифферс-Рафалович, 1928; Гроссгейм, 1949). Согласно «Флоре Крыма» (1953), ближайшими к Керченскому полуострову местонахождениями болиголова являются окрестности г. Феодосии (сборы Сарандинаки) и Карадаг (сборы Сырейщикова), а также окрестности г. Старый Крым (Козловская, 1950; Мефферт-Абрамович, 1950). Эти пункты и новые местонахождения болиголова отмечены нами на прилагаемой схематической карте Керченского полуострова и прилежащей части восточного Крыма (рис. 2). Судя по литературным данным (Флора Крыма, 1953; Десятова-Шостенко и Шалыт, 1936; Дзенс-Литовская, 1950а, 1950б) и нашим наблюдениям, этот вид в степной части Крыма не встречается; по всей вероятности, он тяготеет к горному рельефу.

Для Керченского полуострова болиголов отмечен И. Л. Крыловой и И. Ф. Новосельцевой (1959), но без каких-либо указаний на степень распространения и обилие этого растения (в общем списке среди других видов). Однако важно подчеркнуть, что этот вид в настоящее время является здесь уже широко распространенным, а в некоторых местах, особенно на развалинах и пустырях, даже весьма обильным. По-видимому, проникновению и распространению болиголова на указанную территорию способствовали условия военного времени 1941—1945 гг., когда имели место передвижения войск, большого количества транспорта, скота, а также разрушение многих населенных пунктов.

Как известно, болиголов является одним из наиболее ядовитых растений. В нем содержится ряд алкалоидов, опасных как для скота, так и для человека (Гусынин, 1951). Факты отравления болиголовом неоднократно отмечались в литературе. Особенно опасно присутствие болиголова в качестве сорняка в посевах зерновых, как это наблюдалось нами на Керченском полуострове.

Литература

В у л ь ф Е. В. (1929). Керченский полуостров и его растительность в связи с вопросом о происхождении флоры Крыма. Зап. Крымск. общ. испыт. и любит. прир., XI. — Г р о с с г е й м А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Г у с ы н и н И. А. (1951). Токсикология ядовитых растений. — Д е с я т о в а - Ш о с т е н к о Н. О. та М. С. Ш а л і т. (1936). Матеріали до вивчення цілинних степів

північного Криму. Тр. Інст. ботаніки. Харківськ. держ. унів., 1. — Дзенс-Литовская Н. Н. (1950а). Растительность степного Крыма. Уч. зап. ЛГУ, 125, сер. географ., 7. — Дзенс-Литовская Н. Н. (1950б). Флористический очерк Тарханкутского полуострова в Крыму. Уч. зап. ЛГУ, 125, сер. географ., 7. — Козловская С. К. (1950). Дикорастущие полезные растения окрестностей г. Старый Крым. Уч. зап. ЛГУ, 125, сер. географ., 7. — Крылова И. Л. и И. Ф. Новосельцева. (1959). Очерк растительности Керченского полуострова. Бот. журн., 11. — Мефферт-Абрамович В. В. (1950). Материалы к изучению сорных растений восточной части горного Крыма. Уч. зап. ЛГУ, 125, сер. географ., 7. — Привалова Л. А. (1956). Растительный покров восточного нагорья Крыма. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, XXVI. — Привалова Л. А. (1958). Растительный покров нагорий Бабугана и Чатырдага. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, XXVIII. — Флора Крыма. (1953). 11, 3. — Флора СССР. (1950). XVI.— Чернова Н. М. (1951). Растительный покров западных яйл и их хозяйственное использование. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, XXV, 3. — Шифферс-Рафалович Е. В. (1928). Таманский полуостров и северо-восточная часть Керченского. Изв. Гл. бот. сада СССР, XXVII, 2. — Шифферс Е. В. (1929). Растительность Керченского полуострова. Журн. «Крым», 1.

Никитский ботанический сад,
г. Ялта.

(Получено 28 III 1960).

Е. С. Петренко

«ВЕДЬМИНЫ МЕТЛЫ» В ЛЕНТОЧНЫХ БОРАХ КАЗАХСТАНА

С 2 рисунками

В 1934 г. акад. В. Н. Сукачев на основании ряда признаков выделил сосну ленточных боров в особый подвид — кулундинскую сосну (*Pinus silvestris* L. ssp. *kulundensis* Suk.).

К интересным природным явлениям, требующим дальнейшего изучения, необходимо отнести чрезвычайное обилие в южной части ленточных боров образований, известных под названием «ведьмины метлы». Явление заключается в усиленном ветвлении побегов, имеющих укороченные размеры и создающих плотные участки кроны, обычно шаровидной формы. Ведьмины метлы встречаются у ряда древесных и кустарниковых пород. Для отдельных из этих пород выяснены причины, вызывающие появление ведьминых метел (грибные болезни, насекомые, бактерии, вирусы). Возбудитель же ведьминых метел у сосен до настоящего времени не выделен. Некоторые авторы (Носков и Негруцкий, 1956) относят это явление к одному из видов мутаций (к почковым вариациям).

Ведьмины метлы, довольно редкие в сосновых насаждениях других районов, в ленточных борах встречаются повсеместно. Чаще всего они отмечаются на опушках и в разреженных участках бора на соснах старше 50—60 лет, располагаясь и на боковых ветвях в виде небольших шаров, и на вершинах деревьев (рис. 1). Некоторые из ведьминых метел достигают размеров 2—3 м в диаметре и заменяют собой целые части кроны. В 89-м квартале Канонерского лесхоза Павлодарской области растет сосна, которая раздваивается на высоте 1 м от земли. Одна часть ее, высотою 14 м, имеет нормальное строение, другая же, ниже ее на 4—5 м, представляет собой огромную ведьмину метлу.

Исключительный интерес вызывает дерево сосны обыкновенной, растущее в 92-м квартале Карамурзинской дачи этого же лесхоза, резко выделяющееся среди других деревьев интенсивной окраской хвои и шарообразной формой кроны. Все ветви этой сосны состоят из коротких побегов с большим числом ответвлений, т. е. имеют признаки ведьминой метлы. Такой же характер ветвления и у дерева, обнаруженного в Восточном лесничестве соседнего Долонского лесхоза. Отличается оно от предыдущего по возрасту (свыше 100 лет) и кроной, значительно поднятой над землей. Наличие не отдельных ветвей, а целых деревьев, имеющих необычное ветвление по типу ведьминых метел, представляет определенный интерес. Тщательное изучение своеобразного строения их крон поможет выяснить природу этих образований.

В сухом бору, расположенном на пологих всхолмлениях, нами были проведены наблюдения над распределением ведьминых метел по сторонам кроны. Наблюдения показали, что бо́льшая часть метел располагается на сторонах, подвергающихся воздействию прямых солнечных лучей. Так, из 46 ведьминых метел, зарегистрированных на протяжении двух километров маршрутного хода, было отмечено: с северной стороны крон 4, с восточной 8, южной 22, западной 10 и на вершине 2 метлы.

Как интересную особенность, следует отметить значительное повреждение этих образований низкими температурами в суровую зиму 1955/56 гг.

В 1954 г. в очаге распространения соснового шелкопряда имело место значительное объедание хвои сосен гусеницами шелкопряда. В отдельных участках леса хвоя была уничтожена почти полностью, и лишь встречающиеся здесь ведьмины метлы выделялись густым охвоением. Сосновый шелкопряд их не повреждал.

Образование, подобное ведьминым метлам, было отмечено на открытых площадях культур сосны. У молодых сосенок, растущих в условиях обильной освещенности, благоприятного водного режима почв и относительной обеспеченности элементами питания, наблюдается чрезмерная кустистость. Вызывается она повышенным числом почек на центральном побеге (до 10—15 и больше), пробуждением и развитием почек между хвоинками, а также наличием в благоприятные годы второго прироста. На вершинках деревцов одновременно развивается большое число побегов; ведущий побег при этом отстает в росте, и его роль одновременно начинают выполнять несколько боковых, что создает плотную крону. К этому часто добавляется второй прирост размером 5—10 см, также несущий на концах несколько почек. Образуются два яруса ветвей с промежутком между ними, равным величине второго прироста. Создается часть кроны, по плотности близкая к ведьминой метле (рис. 2). Второй прирост и связанные с ним явления кустистости чаще всего имеют место в культурах сосны в возрасте до 5—7 лет.



Рис. 1. «Ведьмина метла» на вершине сосны.

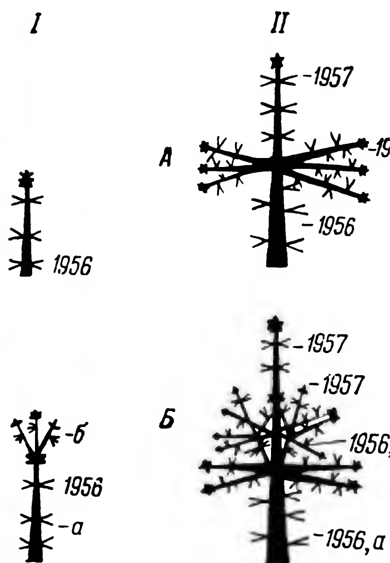


Рис. 2. Схема возникновения кустистости у молодых сосен.

А — годичный побег с одним приростом; *Б* — годичный побег с двумя приростами. *I* — положение на осень 1956 г.; *II* — положение на осень 1957 г.

Образованию плотной кроны способствует и густое охвоение ветвей. Число пар хвоин на 10 см длины центрального побега нередко превышает 100 шт. Часто перед вершиной годичного побега хвоя сидит не попарно, а по 3, а иногда и по 4 штуки в пучке. Вторые приросты, как правило, имеют хвою, расположенную по 3 штуки в пучке.

Произрастание кулундинской сосны в специфических условиях на южной границе ареала естественного распространения вида, по-видимому, накладывает свой отпечаток на развитие деревьев; это выражается не только в необычайной приспособленности к засушливому климату и малой влагообеспеченности, но и в большом варьировании свойств и признаков, что заслуживает тщательного исследования.

Литература

Носков В. И., С. Ф. Негруцкий. (1956). Научн. зап. Воронежск. лесотехнич. инст., 15. — Сукачев В. Н. (1934). Дендрология с основами геоботаники.

Институт леса и древесины Сибирского отделения Академии наук СССР, Красноярск.

(Получено 19 III 1960).

А. Д. Несмеянова

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЛИСТЬЕВ ДВУХ ВИДОВ *FERULA*

С 7 рисунками

Как известно, одна из самых характерных черт эволюции ксерофитов заключается в редукции листьев, причем пути редукции в разных систематических группах различны. У многих ксерофитов из семейства *Chenopodiaceae* пластинчатые листья заменены узкими, цилиндрическими, подчас несколько суккулентными листьями. У видов *Ephedra* листья редуцированы до маленьких, беловатых, пленчатых чешуй, а функцию ассимиляции несут ксероморфные цилиндрические зеленые побеги. У *Anabasis aphylla* и видов *Haloxylon* листья на ранних фазах онтогенеза срастаются с междоузлиями побегов в один цилиндрический ассимиляционный орган (Лейсле, 1949).

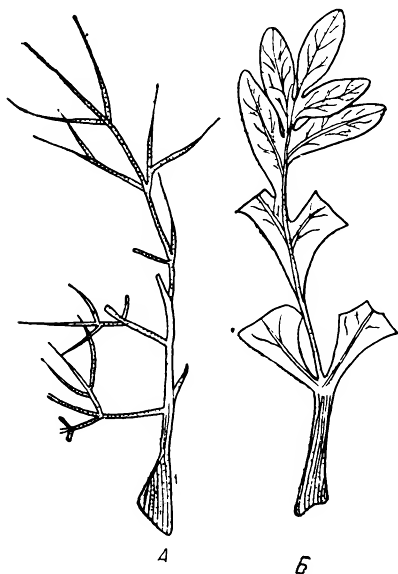


Рис. 1. Части листьев.
А — Ferula equisetacea, Б — F. jaeschkeana.

Выполненное нами сравнительно-анатомическое исследование двух видов *Ferula* — *F. jaeschkeana* Vatke и *F. equisetacea* K.-Pol. — позволило выявить еще один, в известной мере своеобразный путь редукции листа. Прикорневые листья у названных видов *Ferula* крупные, около 50—70 см длины, многократно рассеченные, причем как размеры, так и рассеченность (так сказать степень сложности) листа у обоих видов примерно одинаковы. Но у *F. jaeschkeana* сегменты листа пластинчатые, довольно широкие, а у *F. equisetacea* узкие, цилиндрические или почти цилиндрические (рис. 1). Создается впечатление, что у *F. equisetacea* пластинки сегментов листа недоразвиты и сложно рассеченный лист состоит из одних только средних жилок — главной и боковых.

Результаты анатомического исследования в общем подтвердили это впечатление. Выяснилось, что при некотором их своеобразии цилиндрические сегменты листа *F. equisetacea* по своему строению очень похожи на жилки пластинчатых сегментов листа *F. jaeschkeana*.

Оба эти вида *Ferula* распространены на юге Средней Азии и отчасти в смежных, более южных районах, причем обитают в горах, преимущественно на открытых, сухих, щебнистых и каменистых склонах. Вместе с тем, эти виды не связаны достаточно тесным родством — принадлежат к разным подродам и существенно отличаются друг от друга по некоторым экологическим особенностям.

F. jaeschkeana, из подрода *Narthex*, широко распространена в горной и высокогорной областях Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Гиндукуша и западных Гималаев (Коровин, 1947). Это высокое (цветоносные стебли до 1—1.5 м высоты) растение с очень крупным, клубневидно утолщенным корнем. Оно является монокарпиком, однажды цветет и после плодоношения целиком отмирает, по-видимому, на 3—4-м году жизни.

По данным Ю. С. Григорьева (1955), изучавшего *F. jaeschkeana* в долине р. Варзоб (южный склон Гиссарского хребта), на высоте около 1300 м, прикорневые листья этого растения появляются в конце марта—начале апреля и полностью засыхают к концу июня; цветение и плодоношение (которое бывает далеко не каждый год) наблюдаются в мае—июне. Таким образом, период вегетации длится около 3 месяцев (с конца марта до конца июня).

F. equisetacea, из подрода *Eufelula*, имеет в отличие от *F. jaeschkeana* довольно ограниченный ареал. Она встречается только в пределах сравнительно небольшого участка южного склона Гиссарского хребта — в бассейнах рр. Каратага, Варзоба и Сардаи-Миона, причем обитает в среднегорной области. Это растение — столь же крупное, как и *F. jaeschkeana*, но в отличие от последней оно является многолетником с довольно мощным, многоглавым стержневым корнем. Цветет *F. equisetacea*, по-видимому, ежегодно, во всяком случае не один раз, а несколько раз в течение жизни. По данным Ю. С. Григорьева (1955), полученным в долине р. Варзоба, на высоте 1300 м, на склоне, где *F. equisetacea* растет вместе с *F. jaeschkeana*, прикорневые листья *F. equisetacea* начинают отрастать лишь в конце апреля.

Первые признаки засыхания листьев отмечены в конце июля (примерно на месяц позже, чем у *F. jaeschkeana*), причем в дальнейшем они засыхают постепенно в течение

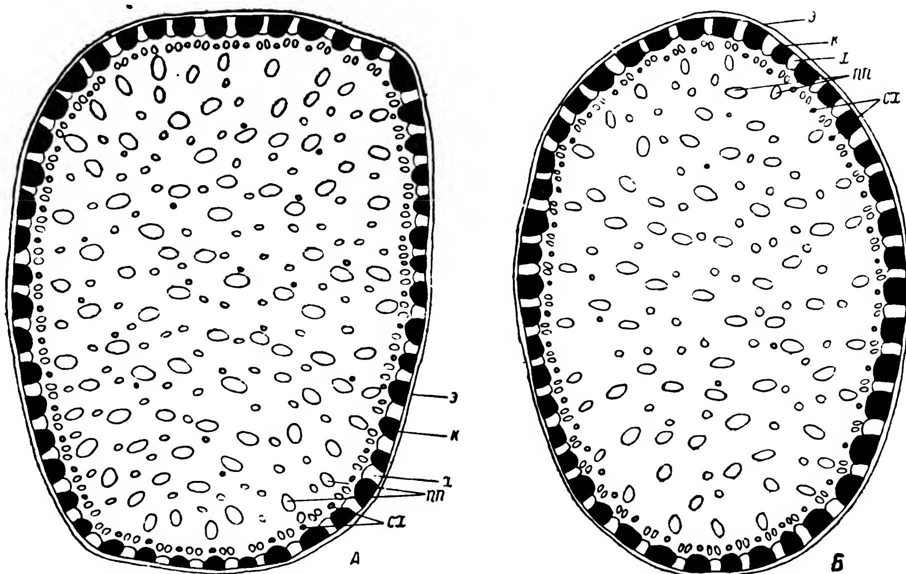


Рис. 2. Схема поперечного разреза черешка листа *Ferula jaeschkeana* (*А*) и *F. equisetacea* (*Б*).

э — эпидермис; *к* — колленхима; *х* — хлоренхима; *пп* — проводящие пучки; *сх* — смоляные ходы.

весьма длительного промежутка времени, так что даже в первой декаде октября часть листьев (10—20%) все еще бывает зеленая. Цветение и плодоношение наблюдаются во второй половине июня и в июле. Общая продолжительность периода вегетации 5—5.5 месяцев (с мая до октября).

Таким образом, *F. equisetacea* существенно отличается по своей биологии от *F. jaeschkeana*. Если *F. jaeschkeana*, вегетирующая только весной и в начале лета, является эфемероидом-монокарпиком, то *F. equisetacea* — длительно вегетирующий многолетник, цветущий несколько раз в течение жизни. Он начинает развиваться на месяц позже, чем *F. jaeschkeana*, и доживает до глубокой осени.

В основу нашего анатомического исследования были положены методические установки, сформулированные в работах П. А. Баранова (1924), Е. А. Мокеевой (1948) и В. К. Василевской (1950).

Объектами исследования были крупные прикорневые листья, так как стеблевые листья у обоих названных видов *Ferula* развиты слабо. Черешок листа *F. jaeschkeana*, несущий крупную, сильно рассеченную листовую пластинку, характеризуется мощным развитием механических и проводящих тканей. Под эпидермисом, состоящим из крупных клеток с утолщенными стенками, располагаются многочисленные участки (тяжи) колленхимы, чередующиеся с участками палисадной паренхимы. Вся центральная часть черешка состоит из бесцветной основной паренхимы, пронизанной многочисленными проводящими пучками, крупными и более мелкими. Общее число пучков на поперечном срезе черешка 123—194. Все пучки замкнутые, коллатерального типа (рис. 2, *А*). Они часто сопровождаются смоляными ходами, выстланными эпителиальными клетками.

Средние жилки листа (главная и боковые) по своему строению в общем сходны с черешком (рис. 3). Однако в жилках хлоренхима развита значительно лучше, а колленхима, наоборот, хуже, чем в черешке. Число проводящих пучков в жилках значи-

тельно уменьшено. В то же время в средней жилке конечных сегментов листа хлоренхима развита лучше, колленхима хуже и число проводящих пучков меньше, чем в главной жилке листа. Некоторые детали анатомии периферической части жилки показаны на рис. 4.

Пластинка сегментов листа *F. jaeschkeana* (точнее части пластинки, расположенные по бокам средней жилки) характеризуется изолатеральностью (рис. 5). Устьица имеются на двух сторонах пластинки: на верхней стороне их в среднем 116 на 1 мм², на нижней 119. Как сверху, так и снизу хорошо выражены два слоя палисадной паренхимы. Между ними имеются 1—2 слоя ткани типа губчатой паренхимы. Сеть жилок развита хорошо; общая длина жилок на 1 см² площади листовой пластинки в среднем составляет 1020 мм. Мелкие проводящие пучки в мезофилле пластинки нередко сопровождаются смоляными ходами.

Строение черешка *F. equisetacea* в основных чертах такое же, как и у *F. jaeschkeana* (рис. 2, *Б*). Чередование тяжей колленхимы и хлоренхимы по перферии, мощно развитая основная паренхима, пронизанная многочисленными проводящими пучками, в центральной части, наконец наличие смоляных ходов — все это одинаково характерно для обоих видов. Число проводящих пучков на поперечном срезе черешка *F. equisetacea* колеблется от 125 до 207, т. е. примерно такое же, как у *F. jaeschkeana*.

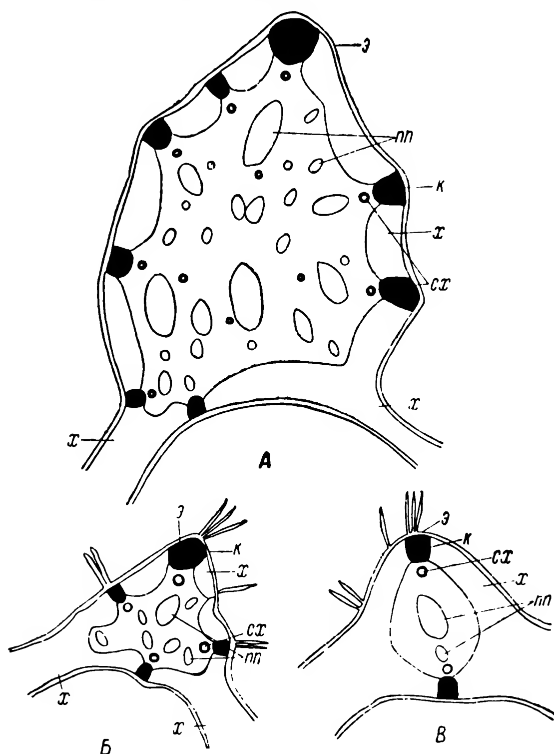


Рис. 3. Схема поперечного разреза жилок листа *Ferula jaeschkeana*.

А — главная жилка; *Б* — главная жилка сегмента; *В* — главная жилка конечного сегмента у его верхушки. *э* — эпидермис; *к* — колленхима; *х* — хлоренхима; *сх* — смоляной ход, *пп* — проводящие пучки.

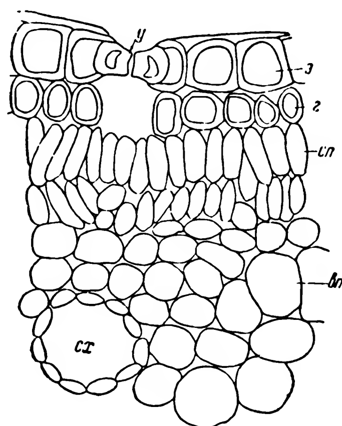


Рис. 4. Деталь поперечного разреза главной жилки листа *Ferula jaeschkeana*.

э — эпидермис; *г* — гиподерма; *сп* — столбчатая паренхима; *вп* — губчатая паренхима; *сх* —смоляные ходы; *у* — устьице.

Что касается жилок сегментов листа *F. equisetacea* (рис. 6 и 7), то они по своему анатомическому строению сходны со средними жилками сегментов листа *F. jaeschkeana*. На поверхности листа *F. equisetacea* имеется довольно хорошо выраженный восковой налет, которого нет на листьях *F. jaeschkeana*. Кроме того, у *F. equisetacea* нет гиподермы, которая хорошо выражена в главной жилке *F. jaeschkeana* (рис. 4).

Как у того, так и у другого вида в конечных сегментах листа хлоренхима развита лучше, колленхима хуже (у *F. equisetacea* ее иногда нет совсем) и число проводящих пучков меньше, чем в главной жилке или в основании сегментов первого порядка (рис. 6 и 7). Однако число проводящих пучков на поперечном разрезе сегментов 3—4-го порядка у *F. equisetacea* значительно больше (55—42—15), чем у *F. jaeschkeana* (10—5—2).

Близ верхушек конечных сегментов у *F. equisetacea* имеется несколько крупных и мелких проводящих пучков, а у *F. jaesckeana* — всего один крупный пучок.

Наконец, весьма характерно, что столбчатая паренхима в сегментах листа *F. equisetacea* вообще развита значительно лучше, чем в жилках *F. jaeschkeana*. Это, очевидно, связано с тем, что у *F. equisetacea* сегменты листа по существу представлены одними средними жилками, которые одни только и несут функцию ассимиляции, тогда как у *F. jaeschkeana* данная функция принадлежит главным образом не жилкам, а пластинчатым частям сегментов листа, расположенным по бокам средних жилок и характеризующимся мощным развитием хлоренхимы (рис. 5).

Как указывалось выше, размеры и расчлененность листа у обоих видов примерно одинаковы. Однако ассимиляционный аппарат редуцированного листа *F. equisetacea* сильно сокращен, значительно уступает ассимиляционному аппарату пластинчатого листа *F. jaeschkeana*, но редукция листа сопровождается сокращением не только ассимиляционного аппарата, но и испаряющей поверхности, а следовательно уменьшается и количество влаги, расходуемой на испарение.

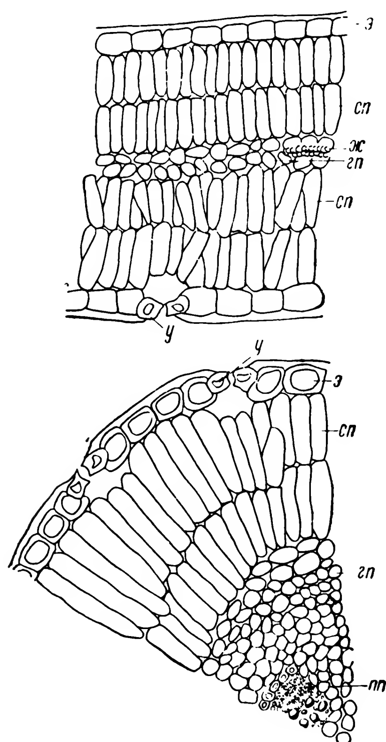


Рис. 5. Поперечный разрез пластинки листа *Ferula jaeschkeana* (вверху) и *F. equisetacea* (внизу).

э — эпидермис; *сп* — столбчатая паренхима; *гп* — губчатая паренхима; *у* — устьице; *ж* — жилка; *пп* — проводящие пучки.

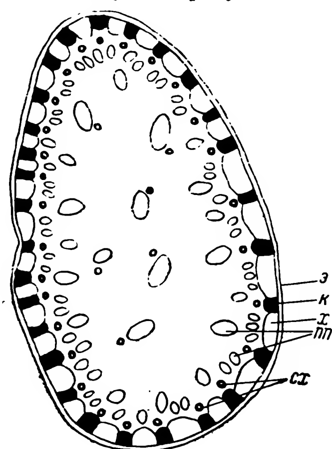


Рис. 6. Схема поперечного разреза сегмента первого порядка листа *Ferula equisetacea*.

э — эпидермис; *к* — колленхима; *х* — хлоренхима; *пп* — проводящие пучки; *сх* — смоляные ходы.

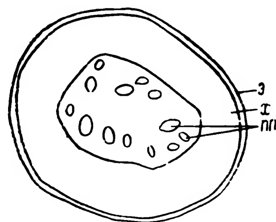


Рис. 7. Схема поперечного разреза верхушечной части сегмента листа *Ferula equisetacea*.

э — эпидермис; *х* — хлоренхима; *пп* — проводящие пучки.

Последнее обстоятельство в данном случае, по-видимому, имело основное значение для растения. Узколистная *F. equisetacea* — многолетник, переживающий весь период летней жары и засухи, тогда как широколистная *F. jaeschkeana* монокарпик-эфемероид, вегетирующая только весной и в начале лета, т. е. только в условиях достаточной влагообеспеченности. В связи с этим редукцию сегментов и, следовательно, сокращение испаряющей поверхности листа у *F. equisetacea* нужно рассматривать как приспособление к перенесению растением летней засухи. Но это, несомненно полезное приспособление имеет и обратную сторону — утрату растением значительной части своего ассимиляционного аппарата. Растение как бы жертвует этим аппаратом ради сокращения расхода влаги, которое, очевидно, является очень важным, если не важнейшим внутренним фактором засухоустойчивости растений. Это последнее

положение вполне соответствует выводам некоторых других авторов, в частности Л. С. Литвинова (1951) и Ю. С. Григорьева (1955), исследовавших проблему ксерофилизации растений, и, несомненно, имеет первостепенное значение для разработки данной проблемы.

Литература

Баранов П. А. (1923). Анатомическое исследование в группе ксерофитов. Бюлл. САГУ, 2. — Баранов П. А. (1924). К методике количественно-анатомического изучения растений. Бюлл. САГУ, 7. — Василевская В. К. (1950). Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии. Проблем. ботан., 1. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений.— Григорьев Ю. С. (1955). Сравнительно экологическое исследование ксерофилизации высших растений. Коровин Е. П. (1947). Иллюстрированная монография рода *Ferula* (Tourn.) L. — Лейсле Ф. Ф. (1949). К экологии и анатомии галофитов и ксерофитов с редуцированными листьями. Бот. журн., 3. — Литвинов Л. С. (1951). О почвенной засухе и устойчивости к ней растений. — Мокеева Е. А. (1948). К методике изучения анатомии листа. Изв. АН УзССР, 1.

Институт ботаники АН Узбекской ССР,
Лаборатория экологии.

(Получено 1 VIII 1959).

Н. П. Горбунова

ГАЗОВЫЕ ВАКУОЛИ В КЛЕТКАХ ГОРМОГОНИЕВ *AMORPHONOSTOC PUNCTIFORME* (KÜTZ.) ELENK.

С 2 таблицами рисунков

Появление газовых вакуолей на определенных стадиях развития у непланктонных бентосных видов синезеленых водорослей довольно широко распространено.

Бранд (Brand, 1901) наблюдал газовые вакуоли в клетках трихомов у *Phormidium ambiguum* Gom., *Lyngbya aestuarii* (Mert.) Liebm., *Oscillatoria princeps* Vauch. и даже у наземного вида *Nostoc commune* Vauch. Леммерманн (Lemmermann, 1898) упоминает о газовых вакуолях у *Oscillatoria anguina* (Bory) Gom., *O. rubescens* (DC.) Gom., *O. prolifica* (Grev.) Gom. и *O. limosa* Ag. Борнэ и Тюрэ (Bornet et Thuret, 1880, цитир. по Klebahn, 1896), по-видимому, наблюдали газовые вакуоли у *Nostoc coeruleum* Lyngb. и *N. linckia* (Roth.) Bornet et Flah. Лаутерборн (Lauterborn, 1916) нашел газовые вакуоли у некоторых сапропелевых синезеленых водорослей — *Oscillatoria lauterbornii* Schmidle и *Lyngbya hieronimusii* Lemm. В. И. Полянский (1930) сообщает, что А. А. Еленкину тоже приходилось видеть псевдовакуоли у *Lyngbya aestuarii* (Mert.) Liebm. и *Nostoc commune* Vauch., а Е. К. Косинская наблюдала их у *Arthrospira jenneri* Stizenb. Сам Полянский (1930) описывает газовые вакуоли у *Gloeotrichia natans* (Hedw.) Rabenh. Косинская (1930) отметила газовые вакуоли также у *Gloeotrichia pisum* (Ag.) Thur., а Э. М. Аптекарь (цитир. по Полянскому, 1937) — у *Calothrix elenkinii* Kossinsk.

Гораздо шире, однако, газовые вакуоли распространены в гормогониях бентосных синезеленых водорослей.

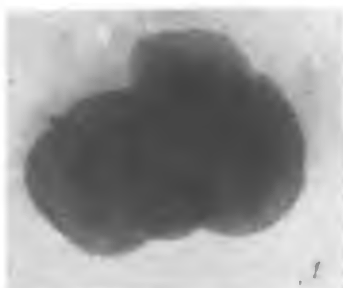
По описанию Борнэ (Bornet et Thuret, 1880), часть прорастающих спор у *Nostoc linckia* (Roth.) Bornet дает зеленые проростки, которые немедленно развиваются в обычную водоросль, другая же часть образует наполненные «красными зернами» («gros granule rougeâtres très réfringents») гормогонии, которые некоторое время плавают, но в конце концов тоже превращаются в обычные нити ностока.

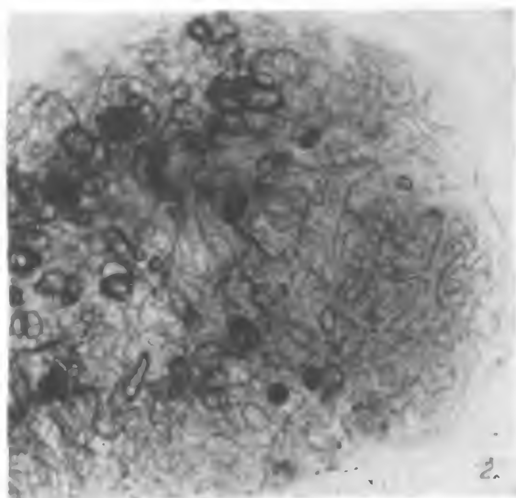
Гормогонии с «красными зернами» (т. е. с газовыми вакуолями) могут возникать также из более старых зеленых нитей (цитир. по Klebahn, 1896). Клебан отмечает, что, принимая во внимание выражение Борнэ «très réfringents», можно было бы усомниться в идентичности «granules rougeâtres» с газовыми вакуолями. Однако он приходит к заключению, что эти слова, вероятнее всего, указывают лишь на большую разницу в способности преломлять свет между плазмой и «красными зернами», и, судя по имею-

---

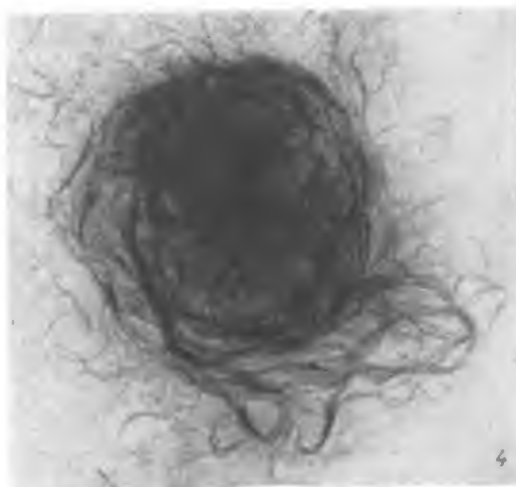
Таблица I

1 — колония *Amorphonostoc punctiforme* (Kütz.) Elenk. (увел. 18); *2* — в расплывшейся слизи колонии видны разматывающиеся трихомы, клетки которых еще до распада на гормогонии содержат газовые вакуоли (увел. 62); *3* — трихомы с клетками, наполненными газовыми вакуолями, распадаются по гетероцистам на гормогонии; в слизи еще видны отдельно лежащие гетероцисты (увел. 200); *4* и *5* — «косы» черных от газовых вакуолей гормогониев, выползающих из колонии на поверхность агара (*4* — увел. 18, *5* — увел. 200).


1

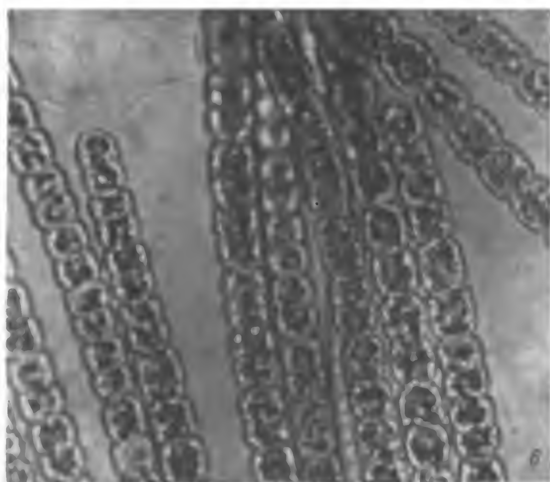

2

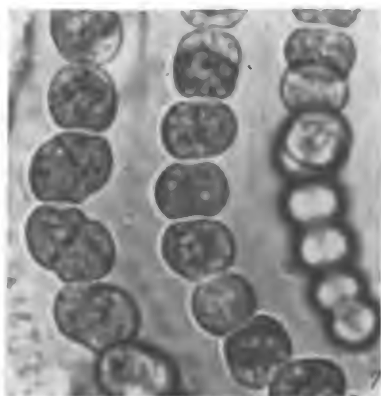

3


4

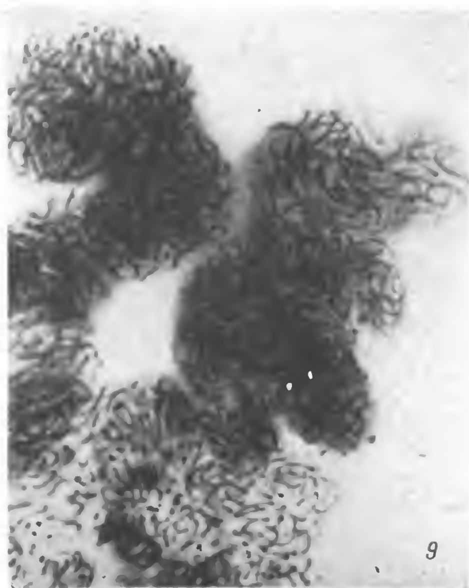

5

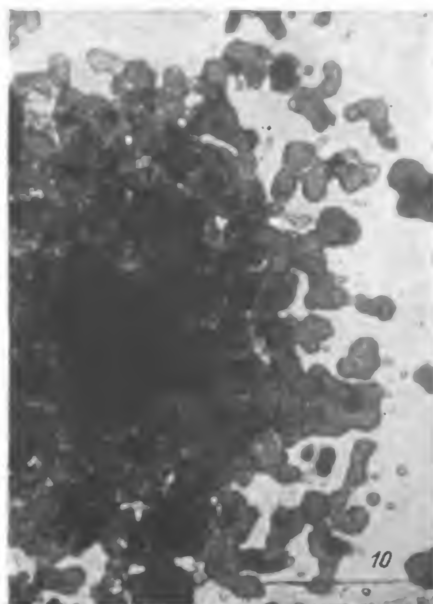
ТАБЛИЦА II











щимся в работе Борнэ (Bornet et Thuret, 1880) изображениям, едва ли можно сомневаться, что в этом случае речь идет о газовых вакуолях. Еще больше в пользу этого говорит замечание Борнэ о *Nostoc coeruleum* Lyngb., у которого описываются «granules rougeâtres, réfringents, semblables à ceux, qu'on observe dans les hormogonies de plusieures Nostochinées, et qui les rendent presque opaques». То, что гормогонии непрозрачны, по мнению Клебана, и является доказательством того, что речь идет о газовых выкуолях. Из этого же замечания явствует также, что «красные зерна» (газовые вакуоли) находились в гормогониях и других *Nostocaceae*.

Леммерманн (Lemmermann, 1898) наблюдал газовые вакуоли в гормогониях *Phormidium ambiguum* Gom. и предполагал, что они здесь имеют то же самое значение, что и у вызывающих цветение воды водорослей, способствуя распространению этого вида. От его внимания не ускользнуло, что позднее газовые вакуоли снова исчезают из клеток *Phormidium*. Позднее он (Lemmermann, 1901) наблюдал такое же явление в гормогониях *Lyngbya aestuarii* (Mert.) Liebm. Он опять отметил, что газовые вакуоли, очевидно, служат для поддержания гормогониев в течение некоторого времени во взвешенном состоянии с тем, чтобы ветер и волнение могли способствовать дальнейшему распространению этой водоросли.

Леммерманн предполагал, что газовые вакуоли имеют широкое распространение в гормогониях синезеленых водорослей.

Канабеус (Canabaeus, 1929), подбирая соответствующие концентрации солей и создавая анаэробные условия, вызывала образование газовых вакуолей у 9 видов синезеленых водорослей, обычно лишенных таковых. Нити с такими индуцированными газовыми вакуолями в ее опытах почти всегда вскоре погибали. Исключение представляли лишь два вида: *Tolypothrix rivularis* Hansg. и *Calothrix epiphitica* W. et G. S. West. В отличие от *Anabaena variabilis* Kütz. и других видов, эти две водоросли никогда не образовывали газовые вакуоли во всех клетках, а лишь в 20—30 конечных клетках нити, которые затем отделялись в виде гормогониев. Канабеус проследила и дальнейшую судьбу этих гормогониев. У *T. rivularis* короткие наполненные газовыми вакуолями гормогонии окружались оболочкой, после чего эти вакуоли исчезали. Затем на одном конце нити возникала гетероциста и нить вырастала в нормальный трихом *Tolypothrix*. Точно таким же образом происходило развитие гормогониев и у *Calothrix epiphitica* W. et G. S. West.

Нами (Горбунова, 1950) было показано для *Gloeotrichia pisum* (Ag.) Thur. закономерное появление газовых вакуолей в клетках первичных (развивающихся при прорастании спор) и вторичных гормогониев и исчезновение их на более поздних стадиях развития последних. Более того, было установлено, что образование газовых вакуолей в клетках первичного гормогония обусловливает выход его из оболочки споры.

Мы также наблюдали появление газовых вакуолей в клетках трихомов *Gloeotrichia natans* (Hedw.) Rabenh., которые превращаются во вторичные гормогонии.

На основании приведенных фактов нельзя не согласиться с Клебаном, который еще в 1896 г. писал: «Газовые вакуоли нельзя больше рассматривать как исключительную особенность вызывающих цветение воды фикохромовых; напротив, не будет ошибкой рассматривать их как общий признак свободно плавающих видов и подвижных состояний некоторых прикрепленных видов».

В подтверждение этих слов сообщаем еще об одном случае обнаружения газовых вакуолей, а именно, в гормогониях *Amorphonostoc punctiforme* (Kütz.) Elenk.

Хотя история развития этого вида весьма хорошо изучена, образование газовых вакуолей в формирующихся гормогониях ускользало до сих пор от внимания наблюдателей.

Причина этого кроется, по-видимому, в том, что газовые вакуоли, как будет показано ниже, при дальнейшем развитии гормогониев очень быстро исчезают.

11 апреля 1958 г. при просмотре чашек Петри, в которых на агаризированном растворе Кнопа (общая концентрация солей 0.01%) культивировался *Amorphonostoc punctiforme* (табл. I, *1*), нами было обнаружено несколько колоний, размножающихся посредством гормогониев. Слизь колонии при этом расплывалась, клубок плотно переплетенных нитей как бы разматывался, и трихомы распадались на отдельные, большей частью совершенно прямые гормогонии (табл. I, *2*). В результате, на месте колонии оказывались многочисленные гормогонии и отдельно от них лежащие в слизи гетероцисты (табл. I, 3). При этом бросалось в глаза, что гормогонии, расползающиеся

Таблица II

6 — прямые гормогонии с клетками, наполненными газовыми вакуолями (увел. 1800); *7* — косые перегородки в клетках гормогониев, уже утративших газовые вакуоли (увел. 1800); *8* — извитые в результате косых делений клеток гормогонии (увел. 200); *9* — образовавшиеся из гормогониев молодые колонии после выделения слизи (увел. 100); *10* — скопление многочисленных молодых дочерних колоний на месте одной материнской колонии (увел. 18).

целыми «косами» по поверхности агара, были почти черными от переполнявших их клетки газовых вакуолей (табл. I, *3—5*).

При просмотре этих же колоний с расползающимися гормогониями на другой день, т. е. приблизительно через 12 часов, выяснилось, что в большей части гормогониев газовые вакуоли почти полностью исчезли и клетки приобрели обычный синезеленый цвет.

С целью проверки, не было ли появление газовых вакуолей в развивающихся гормогониях *Amorphonostoc punctiforme* (Kütz.) Elenk. случайным, мы в дальнейшем многократно высевали изолированные колонии этой водоросли на свежую агаризированную среду. Таким образом было исследовано более 200 колоний.

Неизменно, раньше или позже, колонии приступали к размножению с помощью гормогониев. При этом в таких колониях трихомы еще до распада их на гормогонии уже состояли из клеток, наполненных газовыми вакуолями (см. табл. I, *3*).

Гормогонии, тоже черные от переполняющих их клетки газовых вакуолей, выползали затем на поверхность агара (табл. I, *4*, *5*; табл. II, *6*). Большей частью в течение двух суток в них сохранялись газовые вакуоли. Иногда исчезновение этих вакуолей в клетках гормогониев наблюдалось еще раньше — на другой день после выхода последних из слизи колонии. Нередко газовые вакуоли исчезали на 3—4-й день после выхода гормогониев из колоний, и лишь в исключительных случаях они сохранились до пяти дней.

Клетки еще прямых гормогониев, утратившие газовые вакуоли, значительно увеличиваются в поперечнике и делятся в различных плоскостях большей частью косыми перегородками (табл. II, *7*).

В результате повторных косых делений гормогонии удлиняются и становятся спирально извитыми; вместо «кос» прямых черных гормогониев (табл. I, *4*, *5*) мы видим картину, изображенную на табл. II, *8*.

Позднее некоторые клетки извитых трихомов превращаются в гетероцисты, вокруг выделяется обильная слизь (табл. II, *9*) и на месте одной материнской колонии образуется целое скопление молодых дочерних колоний (табл. II, *10*). Последние вскоре сами приступают к такому же размножению, чему опять предшествует появление в их клетках газовых вакуолей.

Появление и последующее исчезновение газовых вакуолей в клетках гормогониев имеет место и при культивировании *Amorphonostoc punctiforme* в жидкой среде. В момент выхода из колоний гормогониев поверхность культуральной жидкости покрывается темной сине-зеленой, почти черной пленкой; последняя состоит из гормогониев, наполненных газовыми вакуолями. Через 1—2 суток такие пленки утрачивают черный оттенок благодаря исчезновению из клеток гормогониев газовых вакуолей.

Дальнейшее развитие гормогониев в жидкой культуре происходит совершенно таким же образом, как и на агаризированной среде.

Итак, мы проследили на живом материале в условиях искусственной культуры размножение синезеленой водоросли *Amorphonostoc punctiforme* (Kütz.) Elenk. с помощью гормогониев. Впервые для этого вида показано закономерное появление и последующее исчезновение в клетках гормогониев газовых вакуолей.

Литература

Горбунова Н. П. (1947). Цитология и цикл развития некоторых видов *Nostoc*. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 52, 1. — Горбунова Н. П. (1950). Наблюдения по цитологии и истории развития некоторых синезеленых водорослей. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 55, 3. — Косинская Е. К. (1930). Критический список синезеленых водорослей, собранных летом 1928 г. в окрестностях Северо-донецкой биологической станции им. В. М. Арнольди. Изв. Гл. бот. сада, 29, 1—2. — Полянский В. И. (1930). К вопросу о стадиях развития *Gloeotrichia natans* (Hedw.) Rabenh. Изв. Гл. бот. сада, 29, 3—4. — Полянский В. И. (1937). К характеристике семейства *Rivulariaceae* (Menegh.) Elenk. Бот журн., 2. — Bornet E. et G. Thuret. (1880). Notes algologiques, 2. — Brand F. (1901). Bemerkungen über Grenzzellen und über spontan rote Inhaltskörper der Cyanophyceen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 19. — Canabaues L. (1929). Über die Heterocysten und Gasvakuolen der Blaualgen und ihre Beziehungen zueinander. Pflanzenforsch., 13. — Klebahn H. (1896). Über wasserblütebildende Algen, insbesondere des Plöner Seegebietes und über das Vorkommen von Gasvakuolen bei den Phycochromaceen. Forschungsber. a. d. Biol. Stat. z. Plön, 4. — Lauterborn R. (1916). Die sapropelische Lebewelt. Verhandl. d. Natur. mediz. Vereins zu Heidelberg, 30. — Lemmermann E. (1898). Der grosse Waterneverstorfer Binnensee. Forschungsber. a. d. Biol. Stat. z. Plön, 6. — Lemmermann E. (1901). Zur Kenntnis der Algenflora des Saaler Boddens. Forschungsber. a. d. Biol. Stat. z. Plön, 8.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

(25 XII 1959).

Н. В. Куликов

НАКОПЛЕНИЕ Co^{60} В ОСЕННЕ-ЗИМНЕЕ ВРЕМЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЕГО В СЕЯНЦАХ БЕРЕЗЫ

Вопросы изучения судьбы рассеянных элементов в биосфере и круговорота элементов минерального питания между почвой и растительностью, представляющие собой существенную часть общей проблемы обмена и круговорота веществ между косной средой и живыми организмами, являются предметом экспериментальной биогеоценологии — новой дисциплины, успешно развиваемой ныне рядом исследователей (Сукачев, 1945, 1947, 1948, 1949, 1950, 1957; Лавренко, 1949; Тимофеев-Ресовский, 1957). Сравнительно небольшое число работ, посвященных этой проблеме и выполненных с использованием метода меченых атомов, уже позволило вскрыть ряд интереснейших закономерностей в поведении отдельных рассеянных и редких элементов в пресноводных водоемах, а также выявить некоторые реакции различных сообществ живых организмов на внесение в их среду обитания разных концентраций излучателей (Агафонов, 1956; Сокурова, 1956; Куликов, 1957; Тимофеев-Ресовский, Порядкова, Сокурова и Тимофеева-Ресовская, 1957).

С другой стороны, несмотря на большой интерес, проявляемый с давних времен исследователями к проблеме поступления элементов минерального питания в растения, а также к изучению путей их передвижения и распределения в растительном организме в зависимости от меняющихся условий среды, вопросы эти изучены в настоящее время недостаточно, в основном из-за отсутствия удобных методов исследования. В частности, очень мало изученным остается вопрос осенне-зимнего обмена у многолетних зимующих растений, хотя фактов, свидетельствующих о наличии процессов обмена в растительных организмах зимой, накапливается все больше и больше (Раскатов, 1939; Викторов, 1941, 1943; Прозина, 1949; Гирник, 1953; Радченко, 1957).

В настоящем кратком сообщении представлены данные о накоплении и распределении Co^{60} в сеянцах березы при внесении его в почву поздней осенью, после перехода сеянцев в состояние внешнего покоя, а также данные о миграции радиокобальта от места его внесения по корневым системам окружающего фитоценоза.

Методика и условия постановки опыта заключались в следующем. На естественном участке, в непосредственной близости от гидрометеостанции Миассово в Ильменском государственном заповеднике, для опыта были выбраны три по возможности одинаковых сеянца березы *Betula verrucosa* 6—7-летнего возраста. В первых числах октября, когда растения полностью прекратили рост и сбросили листья, т. е. перешли в состояние осенне-зимнего покоя, в канавки глубиной 10 см, выкопанные вокруг каждого сеянца на расстоянии 18—20 см от стволиков, был внесен Co^{60} в виде раствора хлористого кобальта активностью около 20 милликюри на одно растение. В конце октября (через 20 дней после внесения радиокобальта в почву) и в первых числах января (через 90 дней) с разных ветвей растений брались пробы для определения их радиоактивности. В июле (спустя 270 дней с момента внесения Co^{60}) один сеянец был выкопан вместе с некоторой частью корневой системы, после чего была изучена в нем картина распределения радиокобальта. С целью выяснения миграции Co^{60} от места его внесения на различные расстояния от «загрязненной» радиокобальтом канавки с разных видов растений, произраставших в непосредственной близости, были взяты пробы листьев для определения содержащейся в них радиоактивности. Все пробы растений готовились путем предварительного высушивания препаратов до воздушно-сухого состояния с последующим озолением. Измерения производились на установке Б-2 с помощью торцовой трубки, и радиоактивность выражалась в числе импульсов в минуту на 1 г сухой массы.

В табл. 1 представлены данные, свидетельствующие о том, что уже через 20 дней после внесения Co^{60} в почву он обнаруживается в заметных количествах во всех ветвях сеянцев березы, через 90 дней концентрация его в ветвях возросла в 3—4 раза, а в разгар летней вегетации (270 дней с момента внесения) — в десятки раз. По данным гидрометеостанции Миассово среднемесячные температуры воздуха в октябре, ноябре и декабре 1956 г. соответственно составляли: $+3.6°$, $-9.2°$ и $-9.3°$. Данные таблицы показывают, что процесс поглощения элементов минерального питания из почвы сеянцами березы, находящимися в состоянии внешнего осенне-зимнего покоя, полностью не прекращается.

Данные, представленные в табл. 2, свидетельствуют о характере распределения радиокобальта в разных частях сеянцев березы через 270 дней после внесения его в почву. Из этой таблицы видно, что наиболее сильно кобальт концентрируется боковыми корнями; в значительном количестве он накапливается в листьях верхних и средних ветвей, а также в листьях верхних однолетних побегов и нижних ветвей. Содержание его заметно снижается в ветвях и коре и особенно в древесине ствола и стержневых корнях. Данные табл. 2 указывают также на довольно ясно выраженный базипетальный градиент содержания Co^{60} во всех надземных частях и органах растения, что позволяет отнести его к числу элементов, подвергающихся реутилизации и,

следовательно, участвующих в круговороте элементов минерального питания сеянцев березы.

Общая картина распределения Co^{60} в разных частях надземной массы сеянцев березы такова. Если общее содержание Co^{60} в надземной части растения принять за 100%, то в листьях его содержится 43%, в ветвях 23%, в коре 18%, а в древесине ствола 16%. Следовательно, основная масса кобальта, поступающего в растение из почвы, накапливается в листьях и ветвях.

В табл. 3 показаны результаты измерения радиоактивности в листьях различных видов растений, произраставших на разных расстояниях от места внесения радиокобальта. Из данных этой таблицы видно, что Co^{60} в заметных количествах накапливается листьями всех изученных видов растений. По мере удаления от места радиоактивного «загрязнения» содержание кобальта в листьях падает, и на расстоянии 50 см у большинства видов он уже не обнаруживается. Уменьшение содержания Co^{60} с расстоянием особенно ясно видно из последней графы таблицы, где представлены усредненные концентрации активности листьев из всех видов растений, произраставших на одинаковых расстояниях от места внесения радиокобальта. Отсутствие ясной закономерности снижения содержания кобальта в зависимости от расстояния (клевер, осот, сеянцы ивы и березы) объясняется различной степенью мощности развития отдельных растений.

ТАБЛИЦА 1

Динамика накопления Co^{60}, внесенного в почву 3 октября, в ветвях 6—7-летнего сеянца березы (импульсы в минуту на 1 г сухой массы)

Ветви	Время измерения проб		
	23 октября	3 января	24 июля
Нижние . .	22	82	280
Средние . .	11	—	363
Верхние .	27	99	357

На основании изложенного материала можно сделать следующие обобщения.

Во-первых, корневая система сеянцев березы, находящихся в состоянии так называемого осенне-зимнего покоя, не прекращает своей поглотительной деятельности. В условиях довольно низких температур осени и начала зимы на Южном Урале сеянцы березы поглощали внесенный в почву радиокобальт. Данные ряда исследователей (Раскатов, 1939; Рязанцев, 1950 г.; Гирник, 1953), полученные в связи с изучением водного режима древесных и кустарниковых пород в зимний период, могут служить

ТАБЛИЦА 2

Распределение Co^{60} в сеянцах березы через 270 дней с момента внесения радиоактивного раствора в почву

Части и органы растения	Сухой вес (в г)	Импульсов в минуту на 1 г сухой массы	Импульсов в минуту на всю массу	Процент от общего содержания в растении	Процент от содержания в надземной массе
Корни стержневые . .	16.26	71	1150	1.8	—
Корни боковые	7.62	3190	24 310	38.5	—
Корневая шейка . . .	8.82	209	1840	2.9	4.9
Нижняя часть ствола .	15.50	93	1440	2.3	3.8
Средняя часть ствола .	12.46	121	1510	2.4	4.0
Верхняя часть ствола .	9.39	132	1240	1.9	3.2
Ветви нижние	7.18	280	2010	3.2	5.3
Ветви средние	7.23	363	2620	4.1	6.9
Ветви верхние	3.93	357	1400	2.2	3.7
Верхние однолетние побеги	7.67	335	2570	4.0	6.8
Листья нижних ветвей	6.76	434	2930	4.6	7.8
Листья средних ветвей	8.06	621	5000	7.9	13.2
Листья верхних ветвей	5.86	742	4350	7.0	11.5
Листья верхних однолетних побегов . . .	6.75	583	3930	6.3	10.4
Кора нижней части ствола	12.04	220	2650	4.2	7.0
Кора средней части ствола	9.92	247	2450	3.9	6.5
Кора верхней части ствола	6.30	280	1760	2.8	4.7

ТАБЛИЦА 3

Содержание Co^{60} в листьях различных видов растений (импульсов в минуту на 1 г сухой массы)

Расстояние от места внесения	Многолетние злаки	Клевер	Манжетка	Сныть	Герань	Хвощ	Тысячелетник	Осот	Сеянцы ивы	Сеянцы березы	Сеянцы сосны	Усредненные концентрации активности листьев
5 см	120	165	—	290	420	104	100	—	—	200	110	188
10 »	93	550	—	115	—	60	—	—	—	180	30	171
20 »	0	160	—	70	—	120	—	—	176	104	—	105
30 »	77	104	104	100	—	55	—	100	104	70	49	85
40 »	0	143	38	66	—	38	0	33	590	55	0	96
50 »	0	0	—	0	—	0	0	130	—	220	0	44

косвенным подтверждением наших результатов, специальные же исследования по изучению осенне-зимнего минерального обмена зимующих древесных растений, насколько нам известно, никем не производились.

Во-вторых, поступающий из почвы Co^{60} в наибольшем количестве накапливается в листьях сеянцев березы, меньше его оказывается в ветвях и коре и меньше всего поступает кобальта в древесину ствола. Базипетальный характер распределения кобальта в надземной части растения указывает на возможность причисления его к элементам, подвергающимся реутилизации и участвующим в круговороте (Сабинин, 1955). На участие радиокобальта в круговороте элементов минерального питания указывает и то обстоятельство, что он в значительном количестве накапливается в элементах коры, куда может передвинуться только вместе с нисходящим током из листьев. Следует отметить, однако, что такой путь передвижения кобальта возможен при условии признания широко распространенной точки зрения, указывающей на полное отсутствие восходящего тока во флоеме. Правильность же этой точки зрения пока еще экспериментально не доказана, и в литературе по данному вопросу существуют весьма противоречивые суждения (см. Афанасьева, 1955).

Наконец, в-третьих, данные опыта показали, что Co^{60}, внесенный в почву, перемещается по корневым системам окружающего фитоценоза, значительно удаляясь от места внесения его в почву, несмотря на то, что он прочно удерживается почвенным поглощающим комплексом и является одним из самых малоподвижных в почве химических элементов.

Литература

Агафонов Б. М. (1956). Некоторые лабораторные опыты по биологической дезактивации воды. Тез. докл. Конф. мед. раб., Гигиенич. секц. — Афанасьева М. В. (1955). Передвижение питательных веществ в растениях — Викторов С. В. (1941). Зимний рост у деревьев и кустарников. Усп. совр. биолог., 14, 3. — Викторов С. В. (1943). Размножение клеток в почках кустарников зимой. ДАН СССР, 39, 6. — Гирник Д. В. (1953). Водный режим древесных пород зимою и зимняя засуха. Автореф. дисс., Инст. леса АН СССР. — Куликов Н. В. (1957). Действие осколков урана на биомассу и структуру экспериментального фитоценоза. Бот. журн., 3. — Лавренко Е. М. (1949). О фитосфере. Вопр. географ., 15. — Прозина М. Н. (1949). Зимний рост у птицемлечника. ДАН СССР, 64, 6. — Радченко О. П. (1957). О зимнем росте клевера и люцерны в условиях Иркутской области. ДАН СССР, 115, 2. — Раскатов П. Б. (1939). К изучению водного режима деревьев и кустарников в зимний период в условиях лесостепи европейской части СССР. Сов. бот., 3. — Сабинин Д. А. (1955). Физиологические основы питания растений. — Сокурова Е. Н. (1956). Действие различных типов ионизирующих излучений на азотфиксирующие бактерии и микрофлору почвы. Автореф. дисс., М. — Сукачев В. Н. (1945). Биогеоценология и фитоценология. ДАН СССР, 47. — Сукачев В. Н. (1947). Основы теории биогеоценологии. Юбил. сб. 30-летие Великой Октябрьской социалистической революции, 2. — Сукачев В. Н. (1949). Фитоценология, биоценология и география. Тр. II Всес. географ. съезда, 1. — Сукачев В. Н. (1949). О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз. Вопр. географ., 16. — Сукачев В. Н. (руководитель). (1950). Предварительные программы стационарных комплексных биогеоценологических исследований. Землевед., нов. сер., 3. — Сукачев В. Н. (1957). Главнейшие очередные задачи ботаники в СССР. Бот. журн., 11. — Тимофеев-Ресовский Н. В. (1957). Применение излучений и излучателей

в экспериментальной биогеоценологии. Бот. журн., 3. — Тимофеев-Ресовский Н. В., Н. А. Порядкова, Е. Н. Сокурова, Е. А. Тимофеева-Ресовская. (1957). Работы по экспериментальной биогеоценологии. I. Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов. Сб. работ Лабор. биофиз. УФАН, 1.

Лаборатория биофизики
Уральского филиала Академии наук СССР,
г. Свердловск.

(Получено 14 II 1958).

Г. М. Денисова

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ У *POA ALPINA* L.

С 1 рисунком

Насколько важно и интересно для луговодства изучение процесса побегообразования у многолетних трав, в том числе луговых злаков, видно из того, что побеги, которые образуют урожай на естественных лугах, в подавляющей своей массе возникают не из семян, а из почек путем вегетативного возобновления (Смелов, 1951, 1954).

В настоящей статье приводятся некоторые данные об особенностях побегообразования у мятлика альпийского на поемных лугах низовий Северной Двины.

Мятлик альпийский (*Poa alpina* L.) считается ценным пастбищным злаком (Рожевиц, 1937; Ларин, 1950; Флора Мурманской области, 1953). Он распространен на влажных альпийских лугах, но растет также на поемных лугах северных рек, — переносит временное избыточное увлажнение. Как отмечается в сводке по кормовым растениям, вышедшей под редакцией И. В. Ларина (1950), мятлик альпийский является растением высокой питательной ценности, причем питательная ценность его почти одинакова при произрастании в различных экологических условиях. Во всех работах отмечается, что этот ценный злак мало изучен.

Процесс побегообразования у мятлика альпийского изучался нами на нескашиваемых, однократно скашиваемых и пастбищных участках естественного заливного луга в низовьях Северной Двины (Холмогорская пойма).

Для изучения побегообразования брались взрослые, уже неоднократно цветшие экземпляры мятлика альпийского. В течение двух вегетационных периодов (1951 и 1952 гг.), с мая по октябрь, на определенных участках луга регулярно, один раз в неделю в весенний период и один раз каждые 2—3 недели в летний и осенний период, выкапывались 10—20 экземпляров мятлика альпийского и для них отмечались: 1) фенофаза, 2) характер ветвления, 3) соотношение между побегами в отдельном кусте, 4) количество низовых и зеленых листьев на побегах разных порядков, их линейные размеры, 5) количество подсохших листьев на разных побегах куста, 6) размеры и расположение почек возобновления. Параллельно с проведением описаний производился сбор гербарного материала. Для выяснения времени заложения вегетативных и генеративных побегов будущего года почки возобновления фиксировались в спирте, а затем просматривались под бинокулярной лупой с увеличением 20—40, при этом отмечалось количество почечных чешуй, количество заложенных в почке зеленых листьев, заложение генеративных органов. Из всех данных выводились средние.

Мятлик альпийский является рыхлокустовым злаком. Дерновинка его состоит из отдельных кустов, соединенных между собой недлинными корневищами, имеющими только по 2—3 междоузлия. Верхушечные почки этих корневищ образуют надземные побеги 1-го порядка, которые можно считать материнскими (главными) для всех остальных побегов отдельного (парциального) куста.

С самого начала надземного роста, и далее в течение 4—5 лет, материнский побеги пребывает в вегетативном укороченном состоянии, после чего на 5—6-м году надземной жизни из верхушечной почки образуется цветоносный побег.

Из пазушных почек укороченной вегетативной части (из годичных побегов-приростов) материнского побега образуются экстравагинальные укороченные побеги, которые не доходят до образования цветоносных побегов, а отмирают в укороченном вегетативном состоянии. В пазухах двух-трех нижних листьев последнего годичного прироста, дающего цветоносный побег, образуются интравагинальные почки и побеги из них; эти побеги, пробыв в укороченном вегетативном состоянии 4—5 лет. образуют новые цветоносные побеги в пределах отдельного куста.

Таким образом, отдельный куст мятлика альпийского морфологически представляет собой симподиальную систему полициклических (пяти-шестилетних) генеративных и укороченных вегетативных побегов, отмирающих в укороченном состоянии.

На рисунке схематически показано, как происходит развитие разнотипных побегов у мятлика альпийского, начиная с эмбриональной фазы до отмирания. Пункти-

ром изображается заложение почечных чешуй, прерывистой линией — заложение зеленых листьев на конусе нарастания почек и побегов, значками В. В. Алёхина показано время заложения зачатков соцветий, бутонизация, цветение, плодоношение и обсеменение цветоносных побегов. Сплошной линией изображается изменение площади ассимиляционной поверхности в течение вегетационного периода у различных побегов.

Как видно из графика, будущий цветоносный побег (*б*) закладывается в виде интравагинальной почки в середине—конце мая. Внутрипочечное его развитие продолжается всего 1.5—2 месяца. В течение этого времени в почке закладываются только зачатки зеленых листьев, почечных чешуй нет; низовым листом является только предлист. К началу 3-й декады июня в почках имеется 7—8 зачатков зеленых листьев. Развертывание первых зеленых листьев происходит в первой декаде июля (3—4 листа). К концу июля побег имеет максимум ассимиляционной поверхности — 5—6 зеленых листьев. К концу августа листья летней генерации подсыхают, но появляются новые зеленые листья (1—2), которые зелеными уходят под снег. В течение следующих трех-четырех вегетационных периодов побег пребывает в укороченном вегетативном состоянии, образуя две генерации зеленых листьев: весенне-летнюю и осеннюю. Интересно отметить, что листья весенне-летней генерации закладываются на конусе нарастания весной—летом прошлого года, а листья осенней генерации осенью прошлого года. Та-

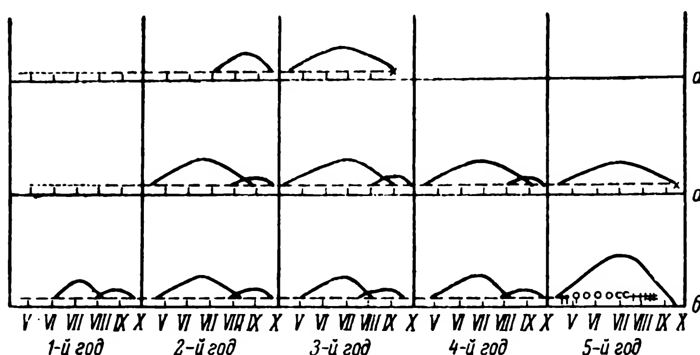


График сезонного развития побегов *Poa alpina*.

а — укороченные вегетативные побеги, *б* — цветоносный побег.

ким образом, внутрипочечное развитие листьев обеих генераций продолжается 12 месяцев.

На 5—6-м году жизни, в начале мая, на конусе нарастания укороченных еще вегетативных побегов закладываются зачатки соцветий. Во 2-й декаде июня начинается выход в трубку и бутонизация, в конце июня эти побеги зацветают. В середине июля цветносные побеги достигают своей предельной высоты (45—50 см). В начале третьей декады августа цветоносные побеги подсыхают в своей надземной части.

Развитие других типов побегов (укороченных вегетативных, отмирающих в укороченном состоянии) в пределах отдельного куста протекает, как видно из графика (*а*), несколько иначе, чем развитие цветоносных побегов. Заложение этих побегов в виде почек происходит в мае—июне. До конца июля—начала августа в почках формируются только зачатки низовых листьев, т. е. почечные чешуи в числе четырех-шести. В августе на конусе нарастания почек начинают закладываться зачатки зеленых листьев. Почки растут экстравагинально и уходят под зиму, не развертывая зеленых листьев. На 2-й год из одних почек начинают развиваться надземные побеги в мае, из других в июле—августе. При этом побеги, начинающие надземный рост в июле—августе, образуются на участках 4—5-го года жизни материнского, будущего цветоносного, побега и развиваются по типу озимых, т. е. с зелеными листьями, развернувшимися в эти месяцы, они уходят под снег. Новая генерация листьев появляется весной следующего года; к концу августа эти листья подсыхают, а вместе с ними отмирает и весь укороченный вегетативный побег. Побеги же, начинающие надземный рост в мае, образуются обычно на участках 2—3-го года жизни материнского побега и вегетируют в течение 3—4 вегетационных периодов, образуя по две генерации зеленых листьев. Отмирают эти побеги к концу 3—4-го вегетационного периода в укороченном вегетативном состоянии.

Внутрипочечное развитие укороченных вегетативных побегов различной длительности жизни продолжается в среднем 12—14 месяцев.

Необходимо отметить, что развитие цветоносных и укороченных вегетативных побегов, отмирающих в укороченном состоянии, протекает описанным выше путем

и на специально выделенных некосимых участках луга и на участках с одноукосным режимом использования.

На этих участках луга в отдельном кусте мятлика альпийского побеги разных порядков в разное время вегетационного периода находятся в следующем соотношении. Весной в кусте можно найти надземные побеги двух поколений: материнские, — т. е. будущие цветоносные, и дочерние, развившиеся из нижних, пазушных, почек материнского побега. Те и другие находятся в укороченном вегетативном состоянии. Осенью в кусте можно найти также побеги двух поколений: остатки отмерших в надземной части цветоносных побегов (побегов I порядка) и укороченные вегетативные побеги двух типов (побеги II порядка) — будущие цветоносные (интравагинальные) и вегетативные (экстравагинальные), отмирающие в укороченном состоянии.

Таким образом, на сенокосных участках естественного заливного луга в низовьях Северной Двины в любое время вегетационного периода в отдельном кусте мятлика альпийского вегетирует не более двух поколений побегов.

На пастбищных участках в отдельном кусте мятлика альпийского значительно увеличивается количество укороченных (экстравагинальных) вегетативных побегов, так что сразу вегетируют укороченные вегетативные побеги II и III порядков, последовательно связанные друг с другом. На пастбище у мятлика альпийского усилен процесс кущения: в течение одного вегетационного периода трогаются в рост почки, расположенные на укороченных побегах разных порядков.

Надо отметить, что на пастбище в отдельном кусте мятлика альпийского преобладают укороченные вегетативные побеги, никогда не доходящие до образования цветоносных побегов. Цикл развития побегов, доходящих до цветения, остается таким же, как на сенокосных или некосимых (опытных) участках луга. Высота цветоносных побегов мятлика альпийского на пастбище интенсивной эксплуатации 4—12 см, т. е. в 5—10 раз меньше, чем на сенокосном участке.

Описанная выше структура отдельного куста мятлика альпийского позволила подсчитать приблизительный возраст куста. Так, на сенокосных и некосимых участках луга был подсчитан возраст у 20 отдельных кустов. Зная, что каждое поколение боковых интравагинальных побегов, доходящих до цветения, живет не менее 4—6 лет, и подсчитав количество последовательных поколений в кусте, удалось установить, что приблизительный возраст отдельного куста мятлика альпийского к моменту подсчета был равен 20—25 годам. Конечно, эта цифра еще ничего не говорит о возможном пределе жизни отдельного (парциального) куста мятлика альпийского.

Изучение процесса побегообразования у мятлика альпийского позволило сделать следующие заключения.

У мятлика альпийского в отдельном кусте имеются побеги трех типов: а) полициклические цветоносные, зацветающие на 5—6-м году их надземной жизни (интравагинальные), б) полициклические вегетативные укороченные, отмирающие в вегетативном состоянии (экстравагинальные) и в) озимые укороченные вегетативные побеги, также отмирающие в вегетативном состоянии (экстравагинальные). Последние встречаются реже.

Характер развития побегов мятлика альпийского приводит к их периодическому массовому цветению, т. е. к тому, что в течение нескольких лет на лугу преобладают только укороченные вегетативные побеги этого злака.

Характер развития побегов мятлика альпийского и большой резерв почек у этих побегов дают возможность считать его хорошим злаком для создания долголетних пастбищ в местах его произрастания.

Литература

Ларин И. В. (ред.) (1950). Кормовые растения сенокосов и пастбищ, I. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Смелов С. П. (1951). Вопросы долголетия, семенного и вегетативного размножения и возобновления луговых трав. Сб. статей по вопросам кормопроизводства. — Смелов С. П. (1954). О научных проблемах луговодства. Бот. журн., 1. — Флора Мурманской области. (1953).

Курский государственный
педагогический институт.

(Получено 22 III 1959).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Т. Г. Леонова. К познанию рода *Euonymus* L. Ботан. журн., т. XLV, 1960, № 5 : 750—758.

В № 5 «Ботанического журнала» за текущий год опубликована статья Т. Г. Леоновой «К познанию рода *Euonymus*». Не рассматривая статьи в целом, коснусь только ее картографической части. Статья сопровождается картой ареала рода (рис. 1 на стр. 751), взгляд на которую вызывает изумление у лиц, маломальски знакомых с данными о географическом распространении рода. Не говоря о чрезмерном характере «обобщения» некоторых географических данных (весьма далекая от истины характеристика распространения рода в Австралии, безоговорочное отнесение к области распространения рода всей территории Индонезии), бросаются в глаза досадные пропуски. Так, вопреки данным, имеющимся в тексте статьи, острова у восточной окраины Азии (Сахалин, Курильские о-ва, Япония) на карте исключены из ареала рода. Интереснейшее указание на произрастание одного из видов рода в Саянах (Бот. журнал, 1957, № 8) никакого отражения не получило.

Я не знаю, кого винить за очевидную неполноценность опубликованной карты ареала: имела ли место небрежность автора, или ошибки при перечерчивании, в дальнейшем при издании никем не замеченные. Но самый факт опубликования такой карты вызывает досаду. Быть может, в нем до некоторой степени отражается недооценка точности географических данных некоторыми нашими систематиками (напомним, в связи с этим, что в капитальной «Флоре СССР» наибольшее количество фактических ошибок падает как раз на указания о географическом распространении растений), а возможно — и недостаточная строгость «браковки» представляемых для опубликования картографических материалов со стороны Редакции. Так или иначе, но карта, в определенной ее части искажающая истину и построенная без учета некоторых новейших данных, не внушает доверия. Ведь наряду с подмеченными нами неточностями могут быть и многие другие! Если можно «забыть» о произрастании бересклетов на Сахалине или в Японии, то где гарантия того, что к точности отображения распространения рода *Euonymus* в других областях было проявлено большее внимание?

В связи с досадным фактом опубликования неудовлетворительной карты напрашивается тот вывод, что лучше публиковать статьи без картографического материала, чем с претендующими на научную полноценность неточными «картинками».

А. И. Толмачев.

Ленинградский государственный университет, Ленинград.

(Получено 10 VI 1960).

Г. Э. Гроссет. Кедровый стланик. (Материалы к изучению и хозяйственному использованию). «Материалы к познанию фауны и флоры СССР», издаваемые Московским обществом испытателей природы, Новая серия, Отдел ботанический, вып. 12 (XX), М., 1959, 1—143 стр.

Кедровый стланик (*Pinus pumila* [Pall.] Rgl.) широко распространен в Восточной Сибири и Якутии, занимает до 1.7% всей территории СССР. Он играет важную роль в экономике природы и в народном хозяйстве безлесных районов и представляет большой интерес для разведения в культуре за пределами своего естественного ареала. Последнему в значительной степени препятствует крайне слабая изученность многих особенностей его биологии и экологии. Вышедшая в конце 1959 г. работа

Г. Э. Гроссета освещает некоторые важные вопросы его экологии и в известной степени восполняет этот пробел. Особенно ценно то обстоятельство, что Гроссету впервые удалось провести круглогодичные стационарные наблюдения над кедровым стлаником.

Работа Г. Э. Гроссета состоит из «Введения», 5 разделов (1 — «Снежный покров и его значение в жизни стланика», 2 — «Механизм полегания стланика при наступлении морозов», 3 — «Формы роста стланика в различных условиях среды и их обусловленность», 4 — «Ход роста стланика в различных условиях», 5 — «Теплотворная способность древесины стланика»), «Заключения», резюме на английском языке и обширного списка литературы, отечественной и иностранной.

Большой интерес представляет раздел «Снежный покров и его значение в жизни стланика». Многие исследователи отмечают положительную защитную роль снегового покрова в жизни стланика. Однако Гроссет впервые провел многочисленные наблюдения над динамикой влажности хвои и ветвей в течение зимне-весеннего периода, температурой ветвей, зимующих над снегом, температурой воздуха и снега.

Автор считает, что в условиях северо-востока СССР, в районах, подверженных влиянию сильных ветров, кедровый стланик, лишенный достаточно мощного снегового укрытия, главным образом страдает от снеговой корразии. Последняя, как полагает Г. Э. Гроссет, усугубляется явлением физиологической сухости в ранневесенний период. Обнаженные от снега ветви стланика погибают также в результате весеннего «опала» (ожога) хвои, понижения морозоустойчивости ветвей при резких колебаниях температуры, обусловленных периодическим обезвоживанием и перенасыщением влагой клеток тканей.

Однако слишком плотный, долго не стаивающий снежный покров, а также наледи отрицательно влияют на жизнедеятельность стланика, вызывая его гибель.

Крайне важны и интересны наблюдения Г. Э. Гроссета над динамикой лиственничных лесов с подлеском из кедрового стланика, связанной с вырубкой древесного яруса. Вырубка верхнего яруса вызывает перераспределение снега по элементам рельефа, а также изменение его плотности, что резко сказывается на жизнедеятельности стланика. Вследствие гибели кедровника на обнаженных от снега местоположениях, происходит перестройка структуры яруса кедрового стланика, а иногда и полное уничтожение подлеска. Таким образом, уничтожение древесного яруса приводит к коренной перестройке структуры растительных сообществ в целом.

Большой раздел работы посвящен изучению механизма полегания ветвей кедрового стланика под действием отрицательных температур воздуха. Вначале Гроссет дает критический анализ существующих в литературе взглядов на механизм активного полегания и выдвигает свою точку зрения, для обоснования которой автор провел многочисленные исследования анатомии древесины стланика и ее физических свойств.

Гроссет отмечает наличие у кедрового стланика двух типов движения ветвей.

Первый — движение ветвей независимо от температуры воздуха, связанное с изменением содержания влаги в клетках тканей. Движения этого рода наблюдаются при положительных температурах, при изменении влажности воздуха и происходят за счет сокращения стенок клеток в связи с падением их влажности ниже точки насыщения. Этим обстоятельством автор объясняет искривление ветвей стланика после пожаров.

Второй тип — полегание ветвей кедрового стланика при наступлении морозов, Гроссет связывает с особенностями анатомического строения его древесины. Древесина дифференцирована на верхнюю (тяговую) и креневую, которые обладают различными физическими свойствами: величиной продольной усушки, объемным весом древесины, величиной сокращения при замерзании, гигроскопической влажностью, углом наклона фибрилл к продольной оси трахеид. Креневая древесина при замерзании сильнее сокращается в продольном направлении, чем тяговая, что приводит к полеганию стланика при наступлении морозов.

Положения автора иллюстрированы многочисленными таблицами и рисунками.

Представления Г. Э. Гроссета о механизме полегания кедрового стланика интересны и безусловно вызовут продолжение исследований этого явления, имеющего огромное приспособительное значение в крайних условиях существования.

Один из разделов рецензируемой работы посвящен изучению образования различных форм роста кедрового стланика. Гроссет выделяет в основном две формы роста — стланиковую (чашевидную по Б. А. Тихомирову) и шпалерную (стелющуюся); причину их появления Гроссет видит в различии анатомического строения древесины стволиков. Он полагает, что форму роста кедрового стланика определяет степень развития креневой древесины: «. . . отсутствие или большее или меньшее развитие креневой древесины определяют форму роста стволиков стланика» (стр. 79). Плагиотропное направление роста обусловлено недостаточно интенсивным образованием креневой древесины. Гроссет видит аналогию между образованием плагиотропно растущих форм кедрового стланика и частичной плагиотропностью некоторых ветвей хвойных при наступлении условий, неблагоприятных для их роста.

Мы не можем полностью согласиться с трактовкой морфогенеза кедрового стланика Г. Э. Гроссетом. При изучении формообразования кедрового стланика следует исходить,

на наш взгляд, из того, что последний принадлежит к особой жизненной форме, названной И. Г. Серебряковым «стланцами». Для стланцев характерно сочетание признаков деревьев (долговечность жизни главной оси) со специфическим признаком — более или менее плагиотропным направлением роста главной и боковых осей. Изменение геотропической реакции ветвей у стланцев является постоянным, наследственно закрепленным свойством. Плагиотропность стволиков кедрового стланика, как и других представителей этой жизненной формы, вызвана их недостаточно интенсивным ростом в высоту. Ослабление же роста обусловлено неблагоприятными условиями внешней среды (недостаток влаги, питательных веществ, особенно азота, действие низких температур воздуха в течение вегетационного сезона и др.).

Кедровый стланик приурочен к тем районам (преимущественно подгольцовый и гольцовый пояса в горах Восточной Сибири, Якутии и Дальнего Востока), где подобное сочетание факторов среды действует постоянно. Кроме того, происхождение кедрового стланика как самостоятельного вида также связано с неблагоприятными климатическими условиями. Как ныне полагают, кедровый стланик произошел в послетретичное время от древовидных форм при значительном похолодании климата. Ухудшение условий среды вызвало ослабление роста стволиков в высоту, что и обусловило их плагиотропное направление. Впоследствии этот признак стал наследственным. Медленный рост в высоту свойствен кедровому стланику и в культуре, в условиях, вполне благоприятных для произрастания деревьев.

В целом для кедрового стланика следует признать характерным наследственным признаком ослабленный рост побегов в высоту и обусловленное этим плагиотропное направление роста. Сам автор также отмечает, что в первые годы жизни «стланик имеет закрепленную наследственно плагиотропную форму роста» (стр. 81). Дальнейшие же различия в образовании основных форм роста (чашевидной, стелющейся и др.) определяются различиями микроклимата и зависят от интенсивности роста в высоту и интенсивности и сроков наступления ветвления молодых побегов кедрового стланика. Степень развития креневой древесины, как указывает сам автор, также зависит от интенсивности роста; для стелющихся форм кедрового стланика характерно отсутствие креневой древесины.

Вопросы формообразования кедрового стланика очень интересны и важны. В настоящее время они находятся в стадии изучения. Каждое новое исследование, каждая новая точка зрения вносит ценный вклад в разработку этого вопроса.

В работе Г. Э. Гроссета приводятся ценные данные о ходе роста стланика. Этот материал имеет, кроме научного интереса, большое практическое значение. В литературе такого рода данные известны лишь для севера Якутии (Б. А. Тихомиров), Саян (Г. И. Галазий), Зап. Верхоянья (С. А. Пивник).

Работа Г. Э. Гроссета содержит интересные, оригинальные данные по вопросам экологии и биологии кедрового стланика — одного из важных эдификаторов растительности северо-востока нашей страны. Особенно ценно, что эти исследования имеют широкое общебиологическое значение, раскрывая пути и механизмы приспособления растений к крайним условиям существования; они могут быть использованы в практике сельского хозяйства при введении в культуру растений в высокогорных районах.

В заключение приходится отметить, что работ, посвященных эколого-биологической характеристике эдификаторов растительных сообществ, чрезвычайно мало. Книга Г. Э. Гроссета вполне успешно восполняет этот пробел в отношении кедрового стланика. Однако впереди еще непочатый край работы.

Надо надеяться, что дальнейшее детальное изучение биологии эдификаторов фитоценозов займет соответствующее место в исследованиях советских геоботаников. Без знания биологии и экологии эдификаторов невозможно познать природу самих сообществ, закономерности их становления, развития и географического распространения.

С. А. Пивник-Грибова и *Б. А. Тихомиров.*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, Ленинград.

(Получено 17 I 1960).

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА ИВАНОВИЧА ПОЛЯНСКОГО

(14 XI 1907—15 X 1959)

15 октября 1959 г. после тяжелой и продолжительной болезни безвременно скончался заведующий музеем Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР и заведующий Кафедрой низших растений Ленинградского ордена Ленина государственного университета им. А. А. Жданова доктор биологических наук профессор Владимир Иванович Полянский. Он ушел от нас в расцвете сил, полный творческих замыслов, полный стремления отдать все свои силы советской науке, своей Родине. Наша страна потеряла большого человека, крупного, талантливого и разностороннего ученого и педагога. Все знавшие его потеряли чуткого, отзывчивого товарища.

Владимир Иванович Полянский родился 14 ноября 1907 г. в Петербурге. Его отец, профессор И. И. Полянский, виднейший методист-естественник, рано привил ему интерес и любовь к природе. В школьном возрасте В. И. уже по-настоящему интересуется ботаникой и становится учеником профессора А. А. Еленкина, главы большой школы русских ботаников, одного из зачинателей планомерного изучения низших растений нашей страны. Под его руководством В. И. выполняет свои первые научные исследования по систематике водорослей и лишайников, опубликованные в 1922—1924 гг. В 1925 г. В. И. поступает на Биологическое отделение Физико-математического факультета Ленинградского университета, которое оканчивает в 1930 г. по специальности физиология растений. В студенческие годы он продолжает работать под руководством А. А. Еленкина и выполняет ряд исследований по морфологии и систематике синезеленых водорослей, результаты которых были опубликованы в 1926—1930 гг. В 1928 г. В. И. выступил на Всесоюзном съезде ботаников в Ленинграде с двумя сообщениями о своих исследованиях. К этому же времени относятся и первые преподавательские шаги В. И.: летом в каникулярные периоды В. И. участвует в проведении занятий по ботанике на курсах повышения квалификации учителей-биологов, ежегодно организуемых на Павловской экскурсионной станции И. И. Полянским, основавшим эту станцию. Участники этих занятий никогда не забудут В. И. — живого юношу, поражавшего своими знаниями и любовью к природе и уже в то время умевшего передавать свои знания и заражать энтузиазмом других.

Так уже в юные годы определились характерные черты В. И. как ученого и педагога. Без преподавания он также не мог жить, как и без научной работы, одно способствовало в нем развитию и обогащению другого. Поэтому, специализировавшись главным образом в области морфологии и систематики низших водорослей, В. И. не замкнулся в рамках узких научных интересов. Благодаря широкому биологическому образованию, разносторонней преподавательской работе, талантливости и исключительному трудолюбию, он быстро сформировался в выдающегося альголога, крупного биолога-дарвиниста и замечательного педагога. В 1935 г. Президиумом АН СССР Владимиру Ивановичу была присуждена ученая степень кандидата биологических наук без защиты диссертации; в 1939 г. на основании защиты диссертации ему присуждается степень доктора биологических наук, в 1944 г. присваивается ученое звание профессора.

Основные вехи жизненного пути В. И. сложились следующим образом.

По окончании университета в 1930 г. деятельность В. И. началась с участия в большой и интересной экспедиции по изучению четвертичных отложений восточной Прибалтики, организованной Центральным научно-исследовательским геолого-разведочным институтом и руководимой проф. К. К. Марковым при деятельном участии проф. В. С. Порецкого. Эта экспедиция дала молодому В. И. первую и очень хорошую закалку в полевой работе. Перед ним открывался путь к увлекательной и плодотворной научной работе. Но 14 июня 1930 г. скоропостижно скончался его отец и тяжелая личная утрата поставила перед В. И. новые жизненные задачи. Вернувшись из экспе-

диции, он сначала поступает преподавателем на рабфак Всесоюзного котлотурбинного института, затем в 1931—1933 гг. работает ассистентом Кафедры общей биологии 1-го Ленинградского медицинского института им. акад. И. П. Павлова. Но это были лишь поиски. В 1931 г. он становится преподавателем Кафедры общей биологии и паразитологии Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова в Ленинграде (ВМА), а в 1935 г. старшим научным сотрудником Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР (БИН). С этими двумя учреждениями и была более всего связана его творческая, научная и педагогическая деятельность.

В период Великой Отечественной войны В. И. был эвакуирован и в 1941—1942 гг. работал преподавателем Куйбышевской военно-медицинской академии, а с 1943 г. — снова старшим преподавателем (профессором) Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, откуда он уволился лишь в 1948 г. С возвращением в Ленинград с 1944 г. возобновилась его работа в Ботаническом институте АН СССР, где в 1950 г. он становится заведующим музеем.

Однако не только Ботанический институт и Военно-медицинская академия, но и ряд других учреждений могут с благодарностью вспомнить о работе В. И. в их стенах. Долгой и плодотворной была его лекторская деятельность в Ленинградском государственном педагогическом институте им. А. И. Герцена, где с 1932 по 1941 г. и с 1943 по 1948 г. он систематически читал курс дарвинизма. С курсом дарвинизма и с эпизодическими лекциями и докладами по дарвинизму В. И. часто выступал также перед учительской аудиторией, особенно в стенах Городского института усовершенствования учителей, где с 1940 г. стал заведовать Кафедрой биологии, оставив эту работу лишь с эвакуацией из Ленинграда в 1941 г. Наконец, В. И. нередко привлекался для чтения курсов в Ленинградском ордена Ленина государственном университете им. А. А. Жданова (ЛГУ), а с 1954 г. становится штатным профессором университета по Кафедре ботаники. В 1958 г., когда произошло разделение этой кафедры на две, В. И. утверждается по конкурсу первым заведующим Кафедрой низших растений.

На этих двух трудовых постах — заведующего музеем БИНа АН СССР и заведующего Кафедрой низших растений ЛГУ — и застала его смерть.

Научное наследие, оставленное В. И. Полянским, весьма разнообразно и свидетельствует о широте его научного творчества. Опубликованные им 109 работ можно разделить на следующие основные направления.

Значительная часть работ В. И. посвящена систематике и морфологии низших водорослей. Он занимался разными группами водорослей, преимущественно синезелеными, десмидиевыми, а в последнее время также зигнемовыми. Для всех работ этого цикла характерны углубленное изучение морфологических особенностей и стадий развития исследуемых объектов и критический анализ их систематического положения, сопровождаемый обычно оценкой значения видовых признаков и широкими сопоставлениями классификационного порядка. Начав свои первые исследования с отдельных видов водорослей, почему-либо представляющих интерес, В. И. вскоре сосредоточивает свое внимание на синезеленых водорослях семейства *Rivulariaceae*, в пределах которого в то время систематика была весьма запутана, таксономические подразделения нечетки, стадии развития не выяснены. В ряде работ этого цикла (1927, 1928, 1930, 1934, 1937 гг.) В. И. дает описания новых видов, подробно изучает морфологические особенности и стадии развития отдельных представителей, критически пересматривает их систематическое положение и взаимоотношения семейства *Rivulariaceae* с другим, весьма своеобразным семейством *Tildeniaceae* и, наконец, переходит к общей монографической разработке всего семейства ривуляриевых, которая в дальнейшем составила основу его докторской диссертации, а в своей фактической части вошла в третий том монографической сводки А. А. Еленкина «Синезеленые водоросли СССР», опубликованный в 1949 г.

Тщательное изучение разнообразных материалов по синезеленым водорослям еще в студенческие годы убедило В. И. в чрезвычайно широкой морфологической изменчивости этих организмов и в необходимости широкого применения к водорослям экспериментального метода исследования. С тех пор интерес к изучению морфологической изменчивости водорослей методом культур никогда не оставлял В.И., что нашло отражение в ряде его опубликованных работ. К этому циклу относятся работы по морфологии *Calothrix elenkinii* (1928 г.), *C. parva* (1940 г.) и *C. fusca* (1941 г.) и, особенно, большое исследование по морфологической изменчивости *Euglena gracilis* в условиях культуры (1947, 1948 гг.). Эти работы весьма интересы и дали много нового для понимания взаимоотношений различных морфологических структур и пределов изменчивости исследованных водорослей.

Ряд работ В. И. носит флористический характер. Таковы его работы по флоре водорослей Ленинградской области — окрестностей г. Петродворца (1935 г.) и г. Павловска (1940 г.), Вологодской области (1941, 1950 гг.), г. Куйбышева областного (1947, 1950 гг.), г. Самарканда (1950 г.), показывающие В. И. как опытного флориста и хорошего знатока многообразного мира водорослей. Вместе с тем для этих работ остается характерной глубокая систематическая проработка материала — критический

анализ границ и положения таксонов, систематические сопоставления, описание новых видов, разновидностей и форм водорослей.

Наряду со стремлением к фактическому познанию мира водорослей, в научном творчестве В. И. рано проявилась склонность к разработке больших теоретических проблем. Постоянный интерес к вопросам систематики, прекрасное знание фактического материала и богатая эрудиция определили основное направление его теоретической мысли и позволили ему дать ряд превосходных работ по проблеме вида, филогении и эволюции водорослей. Особенно привлекала его проблема вида. Впервые опубликовав статью о таксономических единицах у низших водорослей в 1934 г., В. И. не оставляет этой проблемы, постоянно работает над ней, совершенствует свои взгляды. Отдельные статьи и обобщающие работы В. И. по вопросу о виде у водорослей (особенно работы 1936, 1956 и 1958 гг.) не только являются основополо́жными в современной альгологической литературе, но и представляют собой большой вклад в разработку проблемы вида в целом. В этих работах В. И. убедительно показал не только реальность вида у водорослей, но и применимость к ним основных видовых критериев, разработанных для высших растений, а также своеобразие понятия вида в разных систематических группах водорослей. Им были подробно обоснованы клональный характер вида у агамных и апогамных форм, многочисленных среди низших водорослей, и наличие у этих последних моновалентных и поливалентных видов. В ряде работ этого цикла В. И. далеко выходит за рамки своей специальности и дает общую трактовку проблем систематики как широкообразованный биолог-дарвинист. Таковы, например, его статьи о роли генетики в систематике растений (1936 г.), о проблемах систематики в свете дарвинизма (1938, 1942 гг.), о некоторых аспектах проблемы вида (1948 г.), о значении приспособительных признаков в систематике (1954 г.) и некоторые другие.

Разработка проблем систематики с позиций дарвинизма и глубокое овладение диалектико-материалистической методологией привели В. И. как ученого, педагога и общественника к широкой и страстной пропаганде идей дарвинизма, к борьбе с антидарвинистическими тенденциями в современной биологии, к творческой разработке дарвинизма в советской науке. Вопросы дарвинизма занимают большое место как в печатной продукции В. И., так и в его преподавательской деятельности. Он оставил нам серию прекрасно написанных статей по дарвинизму, посвященных различным вопросам: 1) юбилейным датам — 80-летию выхода в свет «Происхождения видов» (1939 г.) и 75-летию со дня смерти Дарвина (1957 г.), 20-летию и 25-летию со дня смерти великого дарвиниста К. А. Тимирязева (1940, 1945 гг.), 2) обзору дарвинистической литературы (1941, 1942, 1943, 1946 гг.), ряда совещаний и конференций по проблемам дарвинизма (1939, 1946, 1948 гг.) и 3) конструктивной критике антидарвинизма (1939, 1946, 1947 гг.). Во всех этих работах В. И. предстает перед нами пламенным борцом за все то лучшее, передовое, непреходящее, что дает нам дарвинизм, за творческое марксистское применение дарвинизма и дальнейшее развитие его при решении проблем современной биологии.

Такова в общих чертах научная деятельность В. И., не считая основных работ последнего периода, о которых будет сказано ниже.

Не менее разнообразной и богатой по содержанию была и его педагогическая деятельность. Он отдавал педагогической работе очень много времени и сил, был прекрасным лектором и чутким, внимательным педагогом. Его лекции и доклады, блестящие по форме и глубокие по содержанию, всегда привлекали слушателей, перед какой бы аудиторией он ни выступал. За время работы в высших учебных заведениях В. И. читал курсы общей ботаники, фармакогнозии, низших растений, альгологии с основами гидробилогии, общей биологии, дарвинизма и др. Курсы общей ботаники и дарвинизма, читанные слушателям ВМА, изданы отдельными книгами как учебные пособия (1937 и 1947 гг.). Кроме того, им написан раздел «Основы дарвинизма» в «Кратком справочнике преподавателя естествознания», выдержавшем 3 издания (1941, 1951, 1954 гг.). С исключительным трудолюбием В. И. работал над читаемыми им курсами, постоянно пополнял и совершенствовал их, особенно любил он курс дарвинизма, который читал в самых разнообразных вариантах с 1932 г.

Будучи уже большим и разносторонним ученым, В. И. вступил в последний, послевоенный период своей жизни; он начал ряд новых крупных работ, но далеко не все из задуманного и начатого им получило завершение и доступно широкой оценке.

В области морфолого-систематических исследований В. И. приступил в конце 40-х годов к монографическому изучению зигнемовых водорослей, в частности к монографии рода *Spirogyra*. К этому времени систематика зигнемовых, в итоге деятельности некоторых зарубежных альгологов, получила чисто формальное направление, основывалась на крайне узком и условном понимании вида, что привело к неоправданному дроблению видов и отсутствию сколько-нибудь серьезных попыток построения естественных систематических группировок. Потребовалось много труда и усидчивости со стороны В. И., чтобы критически разобраться в материале, теоретически осмыслить его и разработать новые принципы систематики этих водорослей. В. И. удалось значительно продвинуть исследование, опубликовать описание ряда новых и интересных видов рода *Spirogyra* (1951, 1955, 1959 гг.) и подготовить рукопись, по-



ВЛАДИМИР ИВАНОВИЧ ПОЛЯНСКИЙ

(1907—1959)

священную систематической обработке 142 видов этого рода. Закончить монографию В. И. не удалось.

В области теоретических проблем альгологии В. И. в этот период, кроме завершения некоторых ранее начатых обобщающих работ, все более и более обращается к проблемам онтогенеза и филогенеза водорослей. В статьях этого цикла В. И. рассматривает особенности жизненного цикла водорослей, филогенетическое значение различных форм их строения (1956 г.), смены форм развития и чередования ядерных фаз (1958 г.) и основные вопросы филогении (1959 г.), а также пишет для второго издания «Большой Советской Энциклопедии» раздел статьи «Филогенез», посвященный филогенезу низших растений (1956 г.).

Большим вкладом в общее развитие альгологии в нашей стране явилось участие В. И. в издании серии «Определитель пресноводных водорослей СССР». Как член редакционной коллегии, автор и редактор отдельных выпусков этого издания, В. И. был исключительно активным, начиная с первых разработок замысла в 1949 г. Ему принадлежит значительная часть текста в первом выпуске серии, содержащем общую характеристику пресноводных водорослей и методику их изучения (1951 г.) и во втором выпуске, посвященном синезеленым водорослям (1953 г.), а также общая характеристика зеленых водорослей в восьмом выпуске, посвященном вольвоксовым (1959 г.). Как редактор он обработал и подготовил к печати вып. 2, 7 и 8.

В области разработки проблем дарвинизма В. И. в последний период своей жизни деятельно участвовал в качестве одного из авторов и редактора в коллективной работе по созданию нового руководства по дарвинизму для высших учебных заведений. Всю свою энергию, обширные знания и опыт вложил В. И. в это дело, но завершения работы над рукописью и сдачи ее в печать он уже не дождался.

Столь же широким и разносторонним ученым проявил себя В. И. и на посту заведующего музеем БИНа, который он занял в 1950 г. Музей нуждался в коренной перестройке экспозиций, в разработке новых принципов музейного показа достижений ботанической науки и путей использования растительных ресурсов для нужд человека. Небольшой коллектив сотрудников музея под руководством В. И. с честью справился с этой задачей, музей твердо встал на новый путь и по праву завоевал признание одного из лучших и интересных ботанических музеев. В целях популяризации музейного дела В. И. совместно с сотрудниками публикует статью об опыте создания музейной экспозиции «Растительность мира по ботанико-географическим областям» (1956 г.), а затем пишет краткий исторический очерк музея, вошедший в книгу «От аптекарского огорода до Ботанического института», изданную Академией наук СССР (1957 г.). В. И. принял также самое активное участие в тематической планировке нового здания музея, строительство которого подходит сейчас к концу.

Педагогическую деятельность в последние годы жизни В. И. сосредоточивает в Ленинградском университете, куда он был приглашен на должность профессора Кафедры ботаники в 1954 г. Болея душою за судьбу альгологии и понимая необходимость расширения подготовки кадров советских альгологов, В. И. берет на себя руководство альгологическим разделом кафедры. Особенно интересовал его курс альгологии. Он разработал новую программу этого курса (альгология с основами гидробиологии) и ежегодно читал его, постоянно дополняя и совершенствуя. Последнюю, вступительную к курсу лекцию В. И. прочел 4 сентября 1959 г., когда силы уже совсем оставляли его. Значительное место в этом курсе В. И. неизменно уделял изложению основных теоретических проблем альгологии, в связи с чем им и были написаны вышеуказанные статьи по проблемам онтогенеза и филогенеза водорослей. Кроме того, В. И. лелеял замысел написать общее руководство по альгологии. В осуществление этого замысла он разрабатывает план книги и пишет введение и первую главу «Исторический очерк развития альгологии», закончить которую он уже не смог.

Последним большим увлечением В. И. было знакомство с природой и народом Китая. В 1957 г. он принял участие в китайско-советской биологической экспедиции, работавшей в тропических и субтропических районах Китайской Народной Республики. Перед ним стояла задача обеспечить изучение и сбор коллекций низших растений, в первую очередь водорослей, в тех районах, которые предусматривались общим планом экспедиции, — в 1957 г. это были остров Хайнань и юго-западная часть провинции Юньнань. Но В. И. не смог ограничиться только этой задачей. Глубоко любящий природу, внимательный к людям, полный живого интереса и симпатии к великому народу возрожденного Китая, В. И. за время экспедиции впитал в себя множество ярких и разносторонних впечатлений. С целью поделиться своими впечатлениями с советскими читателями он приступил к созданию книги «В южном Китае», часть материалов которой была опубликована сначала в виде двух самостоятельных очерков — «В юго-западной Юньнани» (1959 г.) и «В лесах Южного Китая» (1960 г.), а книга в целом выпущена издательством Ленинградского университета в середине 1960 г. В. И. с большой любовью писал эту книгу, писал ее, уже будучи больным, превозмогая недуг, и ему очень хотелось увидеть ее в печати. Дождаться этого ему не удалось, как не удалось довершить и обработку китайских альгологических сборов.

Яркий след оставил В. И. по себе среди китайских ботаников. Доклады, сделанные им в Китае на широкие темы, вызвали большой интерес, и пять из них вскоре

были опубликованы на китайском языке (1957, 1958 гг.) Между В. И. и китайскими ботаниками установился тесный дружеский контакт и завязалась оживленная переписка.

Сказанным далеко не исчерпывается многогранная деятельность В. И. Он обладал исключительным трудолюбием и его трудоспособность казалась беспредельной. Нельзя не отметить, например, большой труд, вложенный им в изменения и дополнения к известным книгам его отца И. И. Полянского при посмертном их переиздании — «Сезонные явления в природе», изд. 5-е (1937 г.) и изд. 6-е (1956 г.), и «Ботанические экскурсии», изд. 2-е (1950 г.), а также заново написанные характеристики отделов водорослей для посмертного 4-го издания книги А. Н. Криштофовича «Палеоботаника» (1957 г.). Много времени отдавал В. И. и на рецензирование. Им опубликовано свыше 20 рецензий и обзоров преимущественно отечественных работ, ежегодно он давал большое количество отзывов, заключений и критических анализов, которые всегда отличались широтой подхода и тщательностью анализа.

Большой и плодотворной была также и общественная деятельность В. И. Отличаясь живым темпераментом и горячим сердцем, он охотно откликался на различные требования жизни.

В течение ряда лет он выполнял ответственные обязанности председателя координационной комиссии по проблемам, возглавляемым БИНом АН СССР, и не раз участвовал во всесоюзных координационных совещаниях, одно из которых освещено им в печати (1952 г.). В последнее десятилетие своей жизни В. И. развил особо энергичную деятельность во Всесоюзном ботаническом обществе, направленную на критический разбор учебников и учебных пособий по ботанике и дарвинизму для высших учебных заведений и для средних школ. Он являлся одним из инициаторов организации научно-педагогической секции ВБО, а затем активным участником ее работ, ставящих своей целью улучшение программ и углубление ботанических знаний у школьников и молодежи. В 1957 г. на Втором делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества В. И. был избран ученым секретарем Общества и оставался на этом посту до конца своих дней. В. И. хорошо понимал огромную организационную роль Всесоюзного ботанического общества в развитии советской ботанической науки и с большой ответственностью и чувством долга относился к порученным ему обязанностям. Доклад В. И. об итогах работы Общества за 1957 г. опубликован в печати (1958 г.).

В 1943 г. В. И. был принят в ряды Коммунистической партии. Он пользовался большим авторитетом и не раз выдвигался на выполнение ответственных партийных поручений, а в 1956—1957 гг. являлся секретарем партийной организации Ботанического института АН СССР.

С 1931 по 1948 гг. В. И. состоял на действительной военной службе в Советской Армии, демобилизовавшись в воинском звании подполковника административной службы.

Заслуги В. И. отмечены шестью правительственными наградами: орденом Трудового Красного Знамени, орденом Красной Звезды, медалями «За боевые заслуги», «За победу над Германией», «30 лет Советской Армии и Флота» и «250 лет Ленинграда».

Жизнь Владимира Ивановича Полянского оборвалась в период полного расцвета его научной, педагогической и общественной деятельности. Даже продолжительный и тяжелый недуг не смог сломить его духовных сил, и он до последних дней жизни интересовался всеми событиями и мечтал о продолжении работы. Самозабвенная преданность любимому делу определила весь жизненный путь В. И., а доброта, чуткость и отзывчивость снискали ему всеобщую любовь.

Мы никогда не забудем светлый образ Владимира Ивановича Полянского, большого ученого и прекрасного человека.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ НАУЧНЫХ РАБОТ В. И. ПОЛЯНСКОГО

1922

1. Несколько слов о *Scytonema julianum* (Kütz.) Menegh. и некоторых близких к ней видах. (Совместно с А. А. Еленкиным). Ботанические материалы Института споровых растений Главного ботанического сада РСФСР, т. I, вып. 12 : 184—190.

1923

2. О видах рода *Xanthoria* (Fr.) Stitzenb. из окрестностей Павловской экскурсионной станции. Ботанические материалы Института споровых растений Главного ботанического сада РСФСР, т. II, вып. 12 : 176—181.

1924

3. Заметка о *Pandorina charkowiensis* Korsch. и *Eudorina elegans* Ehrenb. Ботанические материалы Института споровых растений Главного ботанического сада РСФСР, т. III, вып. 8 : 113—121.

1927

4. О новой синезеленой водоросли *Calothrix kossinskajae* mihi. Русский архив протистологии, т. VI, вып. 1—4 : 63—70, 1 табл. рис.

1928

5. О монографической разработке сем. *Rivulariaceae* (Menegh.) Elenk. Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Изд. Государственного русского ботанического общества : 157—158.

6. О взаимоотношении семейств *Rivulariaceae* (Menegh.) Elenk. и *Tildeniaceae* Kossinsk. в связи с критическим исследованием некоторых *Calothrix*. Там же : 158—159.

7. К морфологии *Calothrix elenkinii* Kossinsk. Известия Главного ботанического сада СССР, т. XXVII, вып. 3 : 299—305, с 1 табл. рис.

8. О положении в системе синезеленых водорослей *Calothrix pilosa* Harv. и *C. dura* Harv. как новых представителей сем. *Tildeniaceae* Kossinsk. Там же, т. XXVII, вып. 3 : 314—338, с 2 табл. рис.

1930

9. Новые данные о газовых вакуолях у синезеленых водорослей и бактерий. Природа, № 3 : 330—332.

10. К вопросу о стадиях развития *Gloeotrichia natans* (Hedw.) Rabenh. Известия Главного ботанического сада СССР, т. XXIX, вып. 3—4 : 265—299, с 2 табл. рис.

1934

11. О таксономических единицах у низших (преимущественно синезеленых) водорослей. Советская ботаника, № 5 : 83—94.

12. О роде *Sacconema* Borzi в связи с вопросом о значении мешковидных стадий развития в систематике синезеленых водорослей. Труды Ботанического института АН СССР, сер. II, вып. 2 : 7—28, с 2 табл. рис.

1935

13. Фитопланктон Порзоловского озера. Труды Петергофского биологического института, № 13—14 : 155—191, с 3 табл. рис.

1936

14. К вопросу о роли генетики в систематике растений. Советская ботаника, № 2 : 3—20.

15. К вопросу о значении таксономических единиц у низших водорослей. Труды Ботанического института АН СССР, сер. II, вып. 3 : 7—97, с 2 рис.

1937

16. Краткое руководство по ботанике для слушателей ВМА. Изд. Военно-медицинской Академии РККА им. С. М. Кирова, 136 стр., с 68 рис.

17. К характеристике семейства *Rivulariaceae* (Menegh.) Elenk. Ботанический журнал СССР, т. XXII, № 2 : 147—182, с 2 табл. рис.

18. Изменения и дополнения к книге: Проф. И. И. Полянский. Сезонные явления в природе. Изд. 5-е (1-е посмертное). Учпедгиз, 262 стр., с 156 рис.

1938

19. Дарвин и проблемы систематики. Природа, № 7—8 : 45—56.

1939

20. 80-летие выхода в свет «Происхождения видов». Советская ботаника, № 6—7 : 5—11.

21. Об одной попытке «опровержения» дарвинизма в современной систематике. (По поводу «динамической системы» Bunzo Hayata). Там же, № 6—7 : 145—154.

22. Антидарвинизм на родине Дарвина. (К недавнему выступлению в печати проф. Пеннета). Природа, № 11 : 87—96.

23. Дарвинские совещания научных сотрудников БИН АН СССР. (Совместно с М. А. Литвиновым). Там же, № 11 : 121.

1940

24. К морфологии рода *Calothrix* (Ag.) V. Poljansk. sensu lato. *Calothrix parva* Ercegovič (?) в условиях культуры. Труды Ботанического института АН СССР, сер. II, вып. 4 : 41—57, с 2 табл. рис.

25. К флоре водорослей г. Слуцка Ленинградской области. Там же, сер. II, вып. 4 : 131—202, с 2 табл. рис.

26. Великий дарвинист. (К 20-летию со дня смерти К. А. Тимирязева). Советская ботаника, № 5—6 : 5—14.

1941

27. Советская литература по дарвинизму за 1939 г. Природа, № 1 : 117—125; № 2 : 121—128.
28. Новые пособия по дарвинизму для вузов. «Природа и школа», сборник материалов Ленинградского института усовершенствования учителей, вып. 1 : 25—26.
29. Новые формы пресноводных водорослей из окрестностей г. Череповца Вологодской области. Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР, т. V, вып. 7—9 : 106—110, с 8 рис.
30. Заметка о *Calothrix fusca* (Kütz.) Born. et Flah. f. *parva* (Erceg.) V. Poljansk. (?) в условиях культуры на разных средах. Там же, т. V, вып. 7—9 : 110—119, с 6 рис.
31. Основы дарвинизма. В книге: Краткий справочник преподавателя естествознания. (Под общей редакцией П. И. Боровицкого). Библиотека учителя. Учпедгиз : 215—296.
32. Дарвинизм и филогенетическая систематика. (Автореферат). Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук Академии наук СССР за 1940 г. Изд. АН СССР : 6.
33. Дарвинизм и марксизм. (Автореферат). Там же : 52.

1942

34. О некоторых проблемах филогенетической систематики в свете дарвинизма. Журнал общей биологии, т. III, № 1—2 : 63—80.
35. Советская биология и дарвинизм (1917—1942). Природа, № 7—8 : 38—48.

1943

36. Рецензия на книгу: Проф. И. М. Поляков «Курс дарвинизма», часть 1. Природа, № 1 : 87—91.

1944

37. Книга В. Л. Комарова «Учение о виде у растений» и ее значение в развитии теоретической ботаники. Советская ботаника, № 6 : 30—38.
38. Проблема вида в ботанике и работы акад. В. Л. Комарова. Природа, № 5—6 : 11—21.
39. К 60-летию акад. Е. Н. Павловского. Там же, № 5—6 : 131—134, с портретом.

1945

40. Деятель передовой науки. (К 25-летию со дня смерти К. А. Тимирязева). Природа, № 2 : 76—79.

1946

41. Дарвинизм и современная биология. Совещание по вопросам эволюции в приложении к медицине. Тезисы докладов. Изд. Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова : 7—8.
42. О некоторых современных разновидностях бэтсонианства. Там же : 9—11.
43. Рецензия на книгу : А. А. Парамонов «Курс дарвинизма». Природа, № 5 : 95—98.
44. Рецензия на книгу: Акад. И. И. Шмальгаузен «Проблемы дарвинизма». Там же, № 8 : 94—96.
45. Рецензия на книгу: Акад. И. И. Шмальгаузен «Проблемы дарвинизма». Естествознание в школе, № 1 : 181—184.
46. Новые учебные пособия по дарвинизму. Там же, № 3 : 181—184.
47. Проблема вида в биологии. Там же, № 6 : 5—32.

1947

48. Хлореллин — новый антибиотик, образуемый *Chlorella vulgaris* Beyerinck. Советская ботаника, № 2 : 27—33.
49. Избранные главы дарвинизма. (Пособие для слушателей Академии и врачей). Изд. Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, 122 стр.
50. Эволюция и «физиологическая деградация». (О некоторых современных разно видностях бэтсонианства). Природа, № 2 : 20—34.
51. Рецензия на книгу: Проф. Б. Е. Райков «Очерки по истории эволюционной идеи в России до Дарвина», т. I. Там же, № 11 : 95—96.
52. Материалы к флоре водорослей г. Куйбышева областного. (Автореферат). Рефераты научно-исследовательских работ за 1945 г. Отделение биологических наук АН СССР. Изд. АН СССР : 11—12.
53. Морфологическая изменчивость *Euglena gracilis* Klebs в условиях культуры на разных средах. (Автореферат). Там же : 12.

1948

54. О некоторых аспектах проблемы вида. Московский ордена Ленина гос. университет им. М. В. Ломоносова. Конференция по проблемам дарвинизма (3—8 февраля 1948 г.). Тезисы докладов. Изд. МГУ : 21—23.

55. Конференция по проблемам дарвинизма. Естествознание в школе, № 3 : 85—86.

56. Экспериментальное исследование изменчивости *Euglena gracilis* Klebs в условиях культуры. Ученые записки Ленинградского гос. педагогического института им. А. И. Герцена, т. 70, Кафедра зоологии и дарвинизма : 153—170, с 8 рис.

57. Московская конференция по проблемам дарвинизма. (Совместно с А. Л. Зеликманом). Природа, № 6 : 85—87.

58. Рецензия на книгу: И. П. Бреславец, Б. Л. Исаченко, Н. А. Комарницкий, С. Ю. Липшиц, Н. А. Максимов «Очерки по истории русской ботаники». Советская книга, № 8 : 31—34.

1949

59. Рецензия на книгу: А. А. Быстров и Ю. К. Круберг «Иллюстрированный школьный определитель растений». Изд. 2-е. Природа, № 3 : 95—96.

60. Рецензия на книгу: М. М. Голлербах «Жизнь водоемов». Там же, № 4 : 87—88.

61. Рецензия на книгу: Е. К. Косинская «Определитель морских синезеленых водорослей». Там же, № 6 : 94—95.

62. Семейство *Rivulariaceae* (Menegh.) Elenk. В книге: А. А. Еленкин. Синезеленые водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть, вып. II. Изд. АН СССР : 997—1184, с 71 рис.

1950

63. К флоре водорослей г. Самарканда. Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. II, вып. 5 : 137—147, с 3 рис.

64. К флоре водорослей Череповецкого района Вологодской области. Там же, сер. II, вып. 6 : 88—125, с 9 рис.

65. Материалы к флоре водорослей г. Куйбышева областного. Там же, сер. II, вып. 6 : 126—151, с 9 рис.

66. Изменения и дополнения к книге: Проф. И. И. Полянский. Ботанические экскурсии. Изд. 2-е (посмертное). Учпедгиз, 292 стр., с 308 рис.

1951

67. Основы дарвинизма. В книге: Краткий справочник преподавателя естествознания. (Под общей редакцией П. И. Боровицкого). Изд. 2-е, исправленное и дополненное. Учпедгиз : 419—553.

68. Об издании серии определителей пресноводных водорослей СССР. (Совместно с М. М. Голлербахом). Ботанический журнал, т. XXXV, № 3 : 327—328.

69. Пресноводные водоросли и их изучение. (Совместно с М. М. Голлербахом). В серии: Определитель пресноводных водорослей СССР. I. Общая часть. Гос. изд. «Советская наука», 199 стр., с 95 рис.

70. Новые и интересные виды рода *Spirogyra* Link. Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР, т. VII : 84—98, с 15 рис.

1952

71. Рецензия на книгу: «Русские ботаники. (Ботаники России—СССР). Биографо-библиографический словарь», т. IV. Ботанический журнал, т. XXXVII, № 4 : 550—551.

72. Совещание по координации научных работ в области изучения флоры и растительности СССР. Там же, т. XXXVII, № 6 : 899—901.

1953

73. Рецензия на книгу: А. Т. Болотов «Избранные сочинения по агрономии, плодоводству, лесоводству, ботанике». Ботанический журнал, т. XXXVIII, № 2 : 275—276.

74. Синезеленые водоросли. (Совместное с М. М. Голлербахом и Е. К. Косинской). В серии: Определитель пресноводных водорослей СССР, вып. 2. Гос. изд. «Советская наука», 652 стр., с 321 рис.

1954

75. О значении приспособительных признаков в систематике. Ботанический журнал, т. XXXIX, № 5 : 693—704.

1955

76. О новой водоросли из рода *Calothrix*. Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР, т. X : 17—19, с 1 рис.

77. О новых формах синезеленых водорослей. (Совместно с Е. К. Косинской). Там же, т. X : 19—21.

78. Новые для флоры СССР виды рода *Spirogyra* Link. Там же, т. X: 125—134, с 11 рис.
79. Достижения советской ботаники. Природа, № 4 : 121—124.
80. Заслуженный деятель науки профессор В. П. Савич. (К 70-летию со дня рождения). (Совместно с М. М. Голлербахом). Ботанический журнал, т. X, № 2 : 281—286.
81. Основы дарвинизма. В книге: Краткий справочник преподавателя естествознания. (Под общей редакцией П. И. Бородицкого). Изд. 3-е, исправленное и дополненное. Учпедгиз : 496—631.
82. M. M. Hollerbach ja V. I. Poljanski. Vetikate tähtsus looduses ja nende osa nõukogude liidu rahvamajanduses. Tartu, 1955 : 1—20. (Перевод на эстонский язык гл. IV из № 69).

1956

83. О виде у низших водорослей. Изд. АН СССР, 74 стр.
84. Опыт создания музейной экспозиции «Растительность мира по ботанико-географическим областям». (Совместно с Л. И. Иваниной, И. В. Грушвицким, Г. В. Аркадьевым, Е. В. Будкевич). Ботанический журнал, т. XLI, № 5 : 667—680, с 7 рис.
85. Освещение проблемы вида и видообразования в журнале «Естествознание в школе». Там же, т. XLI, № 7 : 1046—1050.
86. Монадная форма строения водорослей и некоторые вопросы их филогении. Там же, т. XLI, № 8 : 1095—1106.
87. Памяти акад. В. Л. Комарова. Вестник Ленинградского университета, № 15, сер. Биология, вып. 3 : 142—145.
88 Изменения и дополнения к книге: Проф. И. И. Полянский. Сезонные явления в природе. Изд. 6-е (2-е посмертное). Учпедгиз, 296 стр., с 173 рис.
89. Об одной полезной книге. Газета «Смена» от 8 XII 1956 г., № 286 (9412).
90. Филогенез низших растений. (Раздел статьи «Филогенез», написанной А. В. Ивановым, Л. И. Хозацким, А. Л. Тахтаджяном, В. И. Полянским). Большая Советская Энциклопедия, изд. 2-е, т. 45 : 114—116.
91. О значении приспособительных признаков в систематике. (Перевод на китайский язык статьи № 75). В сборнике: Некоторые вопросы систематики растений. Пекин : 1—17.

1957

92. К 75-летию со дня смерти Чарлза Дарвина. Ботанический журнал, т. XLII, № 4 : 513—516.
93. 75 лет со дня смерти Чарлза Дарвина. (Роль дарвинизма в развитии биологии). (На китайском языке). Изд. Куньминского общества естественных наук, Куньмин, 8 стр.
94. О виде у водорослей. (На китайском языке). Изд. Куньминского общества естественных наук, Куньмин, 8 стр.
95. О виде у низших водорослей. (Перевод на китайский язык книги № 83). Пекин, 76 стр.
96. От редакции. Вступительная статья изданного путевого дневника А. А. Еленкина «В восточных Саянах вместе с В. Л. Комаровым». Труды Института истории естествознания и техники АН СССР, т. 16, вып. 3. История биологических наук : 253—257.
97. Краткий исторический очерк Музея. В книге: От аптекарского огорода до Ботанического института. Изд. АН СССР : 241—262.
98. Характеристики отделов водорослей (*Cyanophyta*, *Rhodophyta*, *Chrysophyta*, *Xanthophyta*, *Pyrrophyta*, *Phaeophyta*, *Euglenophyta*, *Chlorophyta*, *Charophyta*) в книге А. Н. Криштофович. Палеоботаника. 4-е изд. Гос. научно-технич. изд. нефтяной и горно-топл. лит., Ленинградское отд. : 123—124, 127—128, 130, 138, 139, 140—142, 147—148.

1958

99. Жизненный цикл, смена форм развития и чередование ядерных фаз (в связи с некоторыми особенностями этих процессов у водорослей). Ботанический журнал, т. XLIII, № 5 : 621—628.
100. Всесоюзное ботаническое общество в 1957 году. Там же, т. XLIII, № 7 : 1076—1078.
101. Понятие о виде в альгологии. В сборнике: Проблема вида в ботанике. I. Изд. АН СССР : 7—33.
102. Основные формы строения растений и некоторые вопросы филогении водорослей. (На китайском и русском языках). Acta Botanica Sinica, vol. VII, № 1 : 39—50.
103. Смена форм развития и чередование ядерных фаз. (На китайском языке). Там же, № 3 : 157—161.

1959

104. Новые виды и формы рода *Spirogyra* Link. Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР, т. XII : 133—143, с 5 рис.
105. О некоторых вопросах филогении водорослей. Вестник Ленинградского университета, № 21, сер. Биология, вып. 4 : 5—13.
106. В юго-западной Юньнани. Природа, № 9 : 77—82.
107. Общая характеристика зеленых водорослей. В серии: Определитель пресноводных водорослей СССР, вып. 8. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые. (*Chlorophyta*: *Volvocineae*). Изд. АН СССР : 14—24.

1960

108. В лесах Южного Китая. В сборнике: На суше и на море. Географиздат : 395—427.
109. В Южном Китае. Изд. Ленинградского гос. университета.

Книги, вышедшие под редакцией В. И. Полянского
1. (Совместно с Ю. И. Полянским). Проф. И. И. Полянский. Сезонные явления в природе. Изд. 5-е (1-е посмертное). Учпедгиз, 1937, 262 стр., с 156 рис.
2. Проф. И. И. Полянский. Ботанические экскурсии. Изд. 2-е (посмертное). Учпедгиз, 1950, 292 стр., с 308 рис.
3. М. М. Голлербах. Е. К. Косинская, В. И. Полянский. Синезеленые водоросли. В серии: Определитель пресноводных водорослей СССР, вып. 2. Гос. изд. «Советская наука», 1953, 652 стр.
4. Т. Г. Попова. Эвгленовые водоросли. В серии: Определитель пресноводных водорослей СССР, вып. 7. Гос. изд. «Советская наука», 1955, 282 стр.
5. (Совместно с Ю. И. Полянским). Проф. И. И. Полянский. Сезонные явления в природе. Изд. 6-е (2-е посмертное). Учпедгиз, 1956, 296 стр., с 173 рис.
6. Н. Т. Дедусенко-Щеголева, А. М. Матвиенко, Л. А. Шкорбатов. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые. (*Chlorophyta* : *Volvocineae*). В серии: Определитель пресноводных водорослей СССР, вып. 8. Изд. АН СССР, 1959, 230 стр., с 107 рис.

М. М. Голлербах.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

АКАДЕМИК ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ СУКАЧЕВ

(К 80-летию со дня рождения и 60-летию научной деятельности)

Редко можно встретить в мировой науке ученого со столь обширным, разнообразным кругом деятельности, каким является В. Н. Сукачев, президент Всесоюзного ботанического общества. Геоботаника, лесоведение, болотоведение, лесоводство, биогеоценология, флористика, систематика растений, палеоботаника — в каждой из этих областей знания В. Н. выступает, как выдающийся исследователь, пролагающий новое направление в науке. В его работах всегда сочетаются глубина теоретического обобщения с тщательно, каждый раз заново методически проработанными, научно-достоверными фактами, добываемыми как путем наблюдений в природе, так и при помощи оригинально поставленных экспериментов. В. Н. Сукачев является одним из основоположников фитоценологии и создателем русской и советской школы этой науки, а также новой научной дисциплины — биогеоценологии. Он является творцом теоретических основ лесоведения, получивших признание во всем мире, что было зафиксировано в решениях Международного конгресса по лесоводству в Индии в 1954 г., сопрезидентом которого был В. Н. Сукачев. Необычайная трудоспособность В. Н. проявилась в том, что к настоящему времени известно около 500 опубликованных им работ (помимо огромного количества статей, сборников, монографий и учебных руководств, вышедших под его редакцией). Кроме того, В. Н. был организатором и участником многих экспедиций, работавших в Средней России, на Полярном Урале и в Карской тундре, в Забайкалье и на юге Якутской области, в Тянь-Шане, на Кольском полуострове, в Крыму, в Прибайкалье и на хр. Хамар-Дабан, в Заволжье и на Дону, на Кавказе, на Среднем и Южном Урале, в Южной Киргизии и, наконец, в 1949—1952 гг. в лесостепных и степных районах европейской части СССР в связи с работами Комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения, организатором и руководителем которой он являлся. Хотя столь большой объем экспедиционных работ должен был бы полностью занять внимание и время одного человека, но В. Н. одновременно сумел посвятить себя еще по крайней мере трем областям деятельности, которая и здесь поражает своей продуктивностью, — это организация, руководство и личное участие в стационарных исследованиях растительности, обширная педагогическая работа и неутомимая научно-общественная деятельность, благодаря которой он вправе считается одним из наиболее выдающихся общественных деятелей, сыгравшим исключительную роль в организации и объединении ботаников нашей страны. Успеху В. Н. в организационной работе и его достижениям как педагога, создателя новых кафедр и курсов и воспитателя огромного количества учеников много способствует исключительное личное обаяние, влияния которого не избежал никто, кто имел возможность работать с ним или учиться у него. Личные качества В. Н. были отмечены



Академик
ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ
СУКАЧЕВ

акад. И. П. Бородиным, который обратился к В. Н. в связи с 25-летним юбилеем его научной и педагогической деятельности с открытым письмом, опубликованным в 1929 г.:[1] «Ваша изумительная скромность, незлобивость, снисходительность к другим при строгости к себе, готовность помочь каждому своими знаниями, прямота и удивительно ровный характер, все это образует такое прекрасное сочетание, такую духовную „формацию“, которая невольно влечет к Вам сердца, и популярность, которой Вы никогда не искали, среди чуткой молодежи Вам обеспечена». Эта характеристика до сих пор полностью сохраняет свою силу. Тем, кто давно знает В. Н., кажется, что с годами он совсем не меняется. В 80 лет он полон той же энергии и творческих замыслов, столь же неутомим, отличается такой же замечательной ровностью и простотой обращения со всеми, с кем соприкасается, как это было и несколько десятков лет тому назад.

Охарактеризовать хотя бы вкратце плодотворную деятельность В. Н. можно, только расчленив его многогранные интересы на ряд разделов, каждый из которых сам по себе охватывает обширнейший круг вопросов. Как минимум, таких разделов насчитывается семь: фитоценология, лесоведение и лесоводство, биогеоценология, флористика и систематика, палеоботаника, педагогическая деятельность и научно-общественная деятельность.

Фитоценология. Научной работой В. Н. начал заниматься еще в средней школе; его первые напечатанные работы «Значение бактерий в сельском хозяйстве» и «Подсолнечная заразиха» вышли в свет, когда ему было 18 лет, — в 1898 г., т. е. в год окончания им в Харькове реального училища. Затем он поступил в Петербурге в Лесной институт, где уже на первом курсе, под руководством акад. И. П. Бородина, занялся научной работой. В 1902 г., в год окончания Института он уже был автором 25 опубликованных работ. К этому же времени им была написана монография «Очерк растительности юго-восточной части Курской области» объемом в 14 печатных листов, опубликованная в 1903 г., за которую Ученым советом Лесного института ему была присуждена золотая медаль.

Первые работы В. Н. касались флористики и систематики. Однако уже в это время в его работах начал обнаруживаться тот широкий подход к растительности как части всего природного комплекса, т. е. в ее неразрывной связи со средой, который впоследствии вылился в созданные В. Н. стройные концепции фитоценологии и биогеоценологии. Этому способствовали обстоятельства того времени. К концу прошлого столетия, когда протекали студенческие годы В. Н. относится эпоха широкого разворота самобытного русского направления ботанической географии и геоботаники, связанного с именами С. И. Коржинского, Д. И. Литвинова, А. Н. Краснова, Г. И. Танфильева, И. К. Пачоского и других выдающихся русских ботаников, в трудах которых ставились вопросы глубокого научного значения, выдвигались новые идеи развития и взаимосвязей природных явлений, обсуждались проблемы истории флор, динамики растительности. Ботаническая молодежь тех лет воспринимала прогрессивные идеи здравствовавшего в то время В. В. Докучаева; в кружке «Маленьких ботаников», с которым В. Н. был связан со студенческих лет, многие из его членов были учениками Докучаева. Эта обстановка была весьма плодотворной для формирования научного мировоззрения молодого талантливого ученого, который вскоре стал на самостоятельный путь, продолжающий лучшие традиции докучаевской эпохи.

К 1907 г. отчетливо определился интерес В. Н. к проблеме растительного сообщества (фитоценоза) как к единице растительного покрова; он публикует статью «Лес как сообщество». В своей работе «Лесные форма-

[1] Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М., 1929.

ции и их взаимоотношения в Брянских лесах», вышедшей в свет в 1908 г., он дал свои определения понятий «растительная формация» и «растительное сообщество». В 1909 г. В. Н. выступил на XII Всероссийском съезде естествоиспытателей и врачей с докладом «О растительной формации», опубликованном в 1910 г. В 1910—1914 гг. В. Н. разрабатывает программы геоботанических исследований и проводит фитоценотическое изучение болот, опубликовав в 1914 г. труд «Болота, их образование, развитие и свойства», ставший классическим и сыгравший огромную роль в создании русского болотоведения. В 1915 г. вышла в свет хорошо известная всем геоботаникам книга В. Н. «Введение в учение о растительных сообществах». Это было первое не только в России, но и в мировой литературе, систематически изложенное обобщение в области молодой науки — фитоценологии. «Эта сравнительно небольшая книжка (127 страниц), как отметил П. А. Баранов [1] — привлекла внимание не только ботаников, но и лесоводов, болотоведов, луговедов, агрономов и вообще широкого круга биологов. Кто из советских биологов, которым сейчас „под шестьдесят" и более, не помнит эту замечательную книжку в зеленой обложке, изданную Панафидиной в серии „Библиотека натуралиста". Она выдержала четыре издания, последнее вышло в 1928 г. (второе печаталось под названием «О растительных сообществах», два последних озаглавлены «Растительное сообщество»). Две основные идеи пронизывают эту мастерски написанную книгу: идея взаимосвязи и взаимозависимости между растениями в фитоценозе и средой и идея развития. Все изложение, основанное на использовании огромного фактического материала, в значительной части лично собранного автором, в каждом рассматриваемом вопросе приводит к глубоким обобщениям, к новому расчленению понятий, к ясным определениям.

В течение всей своей дальнейшей деятельности В. Н. продолжает развивать теорию фитоценологии, каждый раз все более оттачивая формулировки, уточняя понятия. Из многочисленных работ В. Н. на эту тему особенно важны: «Руководство к исследованию типов лесов» (3 издания: в 1927, 1930 и 1931 гг.), «Дендрология с основами лесной геоботаники» (1934 г.), «Главнейшие понятия из учения о растительном покрове» (1938 г.), «Идея развития в фитоценологии» (1942 г.), «О некоторых основных вопросах фитоценологии» (1950 г.), «Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии» (1954 г.), «Общие принципы и программа изучения типов леса» (1957 г.) и, наконец, ряд вопросов теории фитоценоза и динамики фитоценозов освещен в недавно вышедшей работе «Соотношение понятий биогеоценоз, экосистема и фация» (1960 г.). Наибольшее внимание В. Н. уделял при этом выявлению сущности и определению основного понятия и основной единицы исследования растительности — растительного сообщества (фитоценоза) и его соотношения со средой, особенно с почвой, и отношения к природным единицам биоценологии и ландшафтоведения: биоценозу, экосистеме, биогеоценозу, ландшафту и т. п., и динамике фитоценозов.

В своих теоретических построениях В. Н. явился непосредственным продолжателем прогрессивных идей В. В. Докучаева о взаимосвязи и взаимозависимости всех природных явлений и о их развитии. Уже в первом издании своей книги «Введение в учение о растительных сообществах» В. Н. подчеркивает, что влияние растений друг на друга в сообществе, зависимость растительного сообщества от условий местообитания и, одновременно, влияние сообщества на среду — являются главнейшими, существенными чертами растительного сообщества. В. Н. пишет: «Во-первых,

[1] П. А. Баранов. Владимир Николаевич Сукачев. Ботанический журнал, 1955, № 3.

растения в сообществах влияют друг на друга и тесно связаны друг с другом. Во-вторых, растительные сообщества тесно связаны также с теми внешними условиями существования, среди которых они живут, т. е. с климатом, почвой, сложными и глубокими взаимодействиями», при этом сообщество в результате своей жизнедеятельности изменяет среду своего обитания, «каждое сообщество имеет свой собственный климат, определяющийся в значительной степени самими же сообществами», так же как и почва. Наиболее развернутое определение фитоценоза было дано В. Н. в 1957 г. Он характеризует фитоценоз так:

«1. Под фитоценозом, или растительным сообществом понимается всякая конкретная растительность, на известном пространстве однородная по составу, синузиальной структуре, сложению и характеру взаимодействия между растениями и между ними и средой.

«2. Фитоценоз охватывает всю растительность на этом пространстве, как высшую, так и низшую, включая и все микроорганизмы, относимые к растительному миру, т. е. фитоценоз включает всю и надземную и подземную растительность. Фитоценоз является сложным образованием, структурные части которого получили название синузий.

«3. Фитоценоз представляет собой лабораторию, в которой происходит аккумуляция и превращение вещества и энергии. Взаимодействия между растениями, а также между всеми компонентами фитоценоза и между ним и средой связаны также с превращением вещества и энергии. . .

«Этот весьма сложный и многоформенный процесс накопления, трансформации вещества и энергии и обмена вещества и энергии между всеми высшими и низшими растениями как внутри фитоценоза, так и вне его (т. е. с другими фитоценозами) составляет в целом особую функцию фитоценоза в природе».

Такая точка зрения на фитоценоз развивалась В. Н. в тесной связи с представлением о фитоценозе как органической части или компоненте более сложной природной единицы. Уже в его книге 1915 г. «Введение в изучение растительных сообществ» красной нитью проходит мысль, что «животный мир, населяющий растительное сообщество составляет с ним одно органическое целое». Весь органический мир на известном местообитании, т. е. биоценоз, вместе со средой образует также одно целое, связанное определенным «взаимоотношением». Дальнейшее развитие этих взглядов привело В. Н. к созданию учения о биогеоценозе, о чем несколько подробнее будет сказано ниже.

Рассмотрение морфологии фитоценоза, анализ его структуры всегда производились В. Н. под углом зрения познания фитоценоза как динамического целого. В этом плане им рассматриваются понятия яруса, полога, синузии, явления комплексности и мозаичности растительного покрова.

Для всей концепции В. Н. характерно также рассмотрение растительных сообществ в их динамике. В этом смысле В. Н. следует считать ведущим представителем русской школы «динамической экологии», продолжившим и развившим идеи развития растительности, выдвинутые еще в прошлом столетии С. И. Коржинским и И. К. Пачоским. В. Н. принадлежит оригинальная система взглядов на смены растительных сообществ, им разработана классификация смен, основанная на вскрытии сущности тех процессов, которые протекают при сменах. В 1942 г. В. Н. была написана весьма интересная статья «Идея развития в фитоценологии», где он разбирает проблему смен растительности, основываясь на трактовке категорий развития с философских позиций диалектического материализма.

Вскрывая общие закономерности в фитоценологии как науке, создавая теоретические построения, доходящие до высоких степеней логического абстрагирования, В. Н. всегда строил их на надежном фундаменте ог-

ромного фактического материала, собранного большей частью либо лично им самим, либо под его руководством и по его инициативе. Для изложения В. Н. общих вопросов науки характерно, что он начинает обычно с фактов, затем идет к обобщениям и свои теоретические схемы вновь подтверждает примерами. Теоретические взгляды В. Н. выросли из тщательного изучения конкретной растительности. Опубликованию в 1915 г. его первой обобщающей работы предшествовали прекрасно выполненные исследования растительности Курской губернии (1903 г.), Бузулукского бора (1904 г.), Брянских лесов (1908 г.), Псковской губернии (1909 г.), растительности меловых обнажений (1903, 1904 гг.), Нерченских степей (1912 г.), растительности Прибайкалья (1913, 1914 гг.) и особенно растительности болот, которые он упорно и систематически изучал в разных районах и особенно в окрестностях Бородинской ботанической станции (Новгородская губерния). Свои исследования растительности болот в эти годы В. Н. сопровождал публикацией весьма интересных работ, положивших начало русской школе в болотоведении. В 1906 г. им была обнародована работа «Материалы к изучению болот и торфяников озерной области», названная акад. И. П. Бородиным классическим исследованием. Целый ряд других публикаций о болотах был завершен изданием в 1914 г. монографии «Болота, их образование, развитие и свойства», вышедшей затем еще двумя изданиями — в 1923 и в 1926 гг. По меткому выражению Е. М. Лавренко (1950 г.), «она являла пример блестяще написанного обзора, одинаково интересного как для неспециалистов, так и для лиц, умудренных знаниями в этой области».

Выше уже был дан краткий перечень неутомимой экспедиционной деятельности В. Н., продолжавшейся на протяжении более чем полустолетия — от его студенческой поездки в 1900 г. в Курскую губернию по командировке Общества естествоиспытателей при Петербургском университете вплоть до маршрутов на юго-востоке европейской части СССР в 1949—1952 гг. во время работ возглавляемой им Комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР. Однако углубление в вопросы сущности фитоценозов, их динамики и классификации уже в 1914 г. привели В. Н. к сознанию недостаточности маршрутных методов исследования, и им были начаты стационарные работы по изучению растительности, которые систематически продолжались, расширялись и захватывали все новые объекты, вплоть до образцовых работ, проводимых ныне на лесных стационарах Института леса АН СССР и особенно в Теллермановском опытном лесничестве. Первый стационар был организован В. Н. на лугах Новгородской губернии (Княжедворский луговой стационар). Эти работы продолжались по 1925 г. С 1935 по 1941 г. и с 1944 по 1947 г. под руководством В. Н. велись стационарные работы в заповеднике Ленинградского государственного университета «Лес на Ворскле» (Курская область). При Институте леса АН СССР В. Н. было организовано несколько лесных стационаров: «Белые пруды» (Сталинградская область), Деркульская полезащитная станция (Луганская область), Теллермановское опытное лесничество (Воронежская область), «Серебряный бор» (Московская область), Северный стационар (Вологодская область) и др. На стационарах, помимо большого комплекса наблюдений, проводившихся по тщательно проработанной методике, осуществлялись также эксперименты, поставленные в природе для выяснения целого ряда важных вопросов о роли различных факторов среды и влиянии растений, как отдельных особей, так и синузий и других структурных единиц фитоценоза, друг на друга. Экспериментальным работам В. Н. всегда придавал большое значение. Многие из них он выполнял сам лично, другие проводились под его руководством, по его инициативе. Начало экспериментальных работ по выяснению влияния мохового покрова на рост луго-

вых трав, влияния сроков скашиваний на продуктивность лугов и т. д. было поставлено еще на Княжедворском луговом стационаре. Об этих работах, имеющих большое значение для практики лугового хозяйства, В. Н. сообщал в печати уже в 1916 г.

В 1925 и 1927 гг. В. Н. выступает в печати со специальными статьями, посвященными экспериментальному направлению в фитоценологии. Им были проведены исключительно интересные экспериментальные исследования над поведением особей различных генетических форм одуванчика (*Taraxacum officinale*) под влиянием их совместного произрастания в разных условиях. Экспериментальное изучение межбиотипной борьбы за существование проводилось в Петергофском биологическом институте. Многочисленные варианты опытов по изучению взаимовлияния различных компонентов лесных фитоценозов были поставлены в заповеднике «Лес на Ворскле» и в других стационарах. Накопленный им огромный опыт по экспериментальному изучению взаимоотношений между растениями был отражен В. Н. в целом ряде статей, специально посвященных этому вопросу (1953—1956 гг.).

Новаторский подход ко всем проблемам фитоценологии, изучавшимся В. Н., неизбежно сопровождался, начиная с 1907 г., когда он впервые выступил в печати с методическими указаниями, постоянной работой по составлению методик и программ фитоценологических исследований. Его методические указания всегда сопровождаются широкими программными установками, ясным изложением общих задач, стоящих перед исследователем. Ярким примером подобного программно-методического руководства являются опубликованные им в 1957 г. «Методические указания к изучению типов леса».

Вся многогранная деятельность В. Н. в области фитоценологии всегда отличалась отчетливо выраженной практической направленностью его работы. Еще в 1910 г., выступая на заседании Вольного экономического общества как руководитель ботанических работ Амурской экспедиции, В. Н. говорил: «Ботанические работы в конце концов должны преследовать практическую цель. Отказываться от этой последней и иметь в виду только чисто научные интересы ботаники не имеют права, основное направление работ, программа и объем их должны в значительной мере определяться именно этой целью». В 1919 г. в своей исключительно интересной статье «Общие задачи, программа и организация изучения растительных сообществ в долине р. Чу» В. Н. специально останавливается на значении геоботанических исследований для интересов народного хозяйства и в этом плане дает следующие программные установки: «Обстоятельное знакомство с естественными растительными сообществами имеет значение: 1) при колонизации, 2) при всяких мелиоративных работах, 3) при организации агрономического опытного дела и 4) при проектировании мероприятий к развитию сельского хозяйства».

Вся последующая деятельность В. Н., особенно та ее часть, которая связана с лесным хозяйством, является яркой иллюстрацией плодотворного единства теории с практикой, за которое он так горячо ратовал еще в молодые годы. В 1957 г. В. Н., выступая на Втором делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества, как его президент, с докладом о главнейших очередных задачах ботаники в СССР, говорил: «Советские ботаники должны расширять и углублять связи своей науки с теми отраслями народного хозяйства, где данные ботаники уже имеют разностороннее использование, в первую очередь с сельским и лесным хозяйством. . . Важно искать новые области применения ботаники в практической жизни и обращать особое внимание на те виды практического использования ботанических знаний, возможность которых известна, но остается недостаточно реализованной. . . Необходимо уделить значительно большее

внимание содействию со стороны ботаников развитию социалистической культуры. Надо повысить роль ботанических знаний в дальнейшем утверждении материалистического мировоззрения, и в первую очередь дарвинизма, в борьбе с различными формами идеализма в биологии. Практическая направленность ботаники должна, таким образом, преследовать две цели, взаимосвязанные и взаимообусловленные: 1) содействие отраслям народного хозяйства, основывающимся на использовании растительных ресурсов, и 2) участие в развитии передовой материалистической культуры».

Лесоведение и лесоводство. За всю свою жизнь, наполненную напряженным творческим трудом, В. Н. больше всего времени и сил отдал лесному делу. Призвание это определилось уже в ранние годы его юности, когда он, после окончания реального училища, учился в Петербургском лесном институте и, окончив его, получил звание ученого лесовода 1-го разряда. С Лесным институтом, переименованным впоследствии в Лесотехническую академию им. С. М. Кирова, В. Н. тесно связал свою жизнь: по окончании института он остался в нем работать, сначала в качестве ассистента, а с 1919 г., вплоть до 1941 г. — профессора и заведующего кафедрой систематики растений и дендрологии (кроме того, в 1935—1936 гг. он был деканом Лесохозяйственного факультета, а с 1936 по 1938 г. исполнял обязанности директора и заместителя директора по научно-учебной части).

В. Н. внес огромный вклад в дело разработки теоретических основ лесного хозяйства. Этому способствовало не только создание им правильного методологического базиса благодаря развитию общих принципов учения о растительных сообществах, а впоследствии и о биогеоценозах, но также прекрасное личное знакомство с лесной растительностью различных районов нашей страны и с лесокультурным делом. Следующие работы В. Н. могут служить классическими образцами регионального исследования лесов: «О ботанико-географических исследованиях в Бузулукском бору Самарской губ.» (1904 г.), «Лесные формации и их взаимоотношения в Брянских лесах» (1908 г.), «Растительность верхней части бассейна р. Тунгира Олекминского округа Якутской обл.» (1912 г.), «Типы леса Бузулукского бора» (1931 г.).

Особенно велика заслуга В. Н. в разработке принципов лесной типологии, давно вошедших в практику лесного хозяйства нашей страны и недавно получивших всемирное признание: на Международном конгрессе лесоводов в Индии в 1954 г. типология лесов В. Н. была признана наиболее совершенной, и конгресс принял постановление о применении ее в качестве основы для типологии лесов всего земного шара.

Продолжая взгляды, развивавшиеся его учителем Г. Ф. Морозовым, В. Н. определяет тип леса как тип лесного растительного сообщества, а после создания им учения о биогеоценозах — как тип лесного биогеоценоза. Таким образом, тип леса есть природная единица, «естественно-историческое понятие» (Сукачев, 1938 г.), но вместе с тем он должен рассматриваться «как особый объект труда и средств производства» (там же).

В последней его редакции (1957 г.) определение типа леса гласит: «Тип леса — это объединение участков леса (отдельных лесных биогеоценозов), однородных по составу древесных пород, по общему характеру других ярусов растительности, по фауне, по комплексу лесорастительных условий (климатических, почвенно-грунтовых и гидрологических), по взаимоотношениям между растениями и средой, по восстановительным процессам и по направлению смен на этих участках леса, требующих при одинаковых экономических условиях одинаковых лесохозяйственных мероприятий».

Для классификации типов леса имеет особое значение разработанный В. Н. метод установления наблюдающихся в природе связей растительности и среды, который был назван им методом эколого-фитоценотических рядов. Этот метод получил широкое признание не только в области лесной типологии, но и в применении к растительности степей, тундр, пустынь.

Как основные принципы, так и детали разработки В. Н. лесной типологии и классификации были им воплощены в многочисленных опубликованных работах, статьях, книгах, учебных и методических руководствах, являющихся издавна основными пособиями для лесоводов, лесоустроителей и других практиков лесного дела. Из них можно упомянуть «Лес как сообщество» (1917 г.), «Об изучении лесных сообществ (к задачам лесного опытного дела)» (1918 г.), «О типе леса» (1925 г.), «Краткое руководство к исследованию типов лесов» (1927 г.; 2-е изд. 1930; 3-е изд. 1931 под названием «Руководство к исследованию типов лесов»), «К вопросу о типах леса в связи с лесоустройством» (1927 г.), «О некоторых основных вопросах типологии леса» (1938 г.), «Сущность типа леса как растительной ассоциации» (1929 г.), «Основные руководящие идеи в изучении типов леса» (1931 г.), «Дендрология с основами лесной геоботаники» (1934 г.; 2-е изд. 1938 г.), «Типы леса и их значение для лесного хозяйства водоохранной зоны» (1937 г.), «О некоторых основных понятиях в лесной типологии» (1939 г.), «Типы лесов и типы лесорастительных условий» (1945 г.), «Современное состояние и задачи советского лесоведения» (1948 г.), «Основные принципы лесной типологии» (1951 г.), «О типах леса и значении их для лесного хозяйства» (1954 г.), «О лесной биогеоценологии и ее основных задачах» (1955 г.), «Методические указания к изучению типов леса» (1957 г.).

Работы В. Н. направлены не только на проблемы рационального использования природных лесных богатств и их улучшение, но и на создание новых лесонасаждений. Помимо постоянного участия в разрешении вопросов лесных посадок и лесных культур и руководства многими работами в этой области, как например руководство в течение нескольких лет Комплексной научной экспедицией по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, В. Н. лично занимался селекцией и акклиматизацией древесных пород. Им выведен методами гибридизации и селекции ряд весьма перспективных в культуре форм ив и других быстрорастущих лесных пород (берез, тополя, лиственницы). Им было выведено также несколько десятков новых сортов ивы, имеющих большую промышленную ценность в качестве дубильного сырья, а также для плетения корзин. Перу В. Н. принадлежит ряд статей, касающихся важных вопросов улучшения древостоя лесных насаждений путем выведения новых лесных пород методами селекции.

Биогеоценология. С самого начала своей научной деятельности В. Н. неуклонно следовал прогрессивной докучаевской идее о взаимообусловленности всех природных явлений. Еще в первом издании своей книги «Введение в учение о растительных сообществах» (1915 г.) он писал: «Говоря о растительном сообществе, мы подразумевали нечто целое и структурное, составленное из растений. Но и животный мир, населяющий растительное сообщество, . . . составляет с ним одно органическое целое. . . В указанном направлении можно идти и дальше. Весь органический мир на известном местообитании, т. е. биоценоз, вместе со средой образует также одно целое, связанное определенными взаимоотношениями». Последовательно развивая эту, уже в то время ясно сложившуюся концепцию, В. Н. пришел впоследствии к необходимости выделить особое понятие для обозначения элементарной единицы описанного выше природного комплекса. Это понятие получило название «биогеоценоз» (1945 г.). В значительной мере сходными являются термины «эпиген», предложенный еще в 1914 г. Р. И. Аболиным и «экосистема» английского эколога

Тенсли (1935 г.). Однако понятия «биогеоценоз» и «экосистема» не равнозначны, поскольку последняя подразумевает природный комплекс любого объема, в то же время как понятию «биогеоценоз» отвечает конкретный участок земной поверхности, могущий служить элементарным объектом исследования и классификации. Кроме того, термин «биогеоценоз» имеет то преимущество, что он хорошо отражает суть явления, для которого наиболее характерно «именно наличие определенного взаимовлияния, взаимодействия между его компонентами» (Сукачев, 1960 г.): греческое слово «koinos» означает общий, община, приставки «био» и «гео» показывают «участие в этом общем единстве живых организмов и элементов земной поверхности косной природы». В. Н. дает следующее определение биогеоценоза (1960 г.): «Биогеоценоз можно определить как участок земной поверхности, где на известном протяжении биоценоз (фитоценоз, зооценоз и микробоценоз) и отвечающие ему части атмосферы, литосферы, гидросферы и педосферы остаются однородными, тесно связанными между собой также однородными взаимодействиями и поэтому в совокупности образующими единый, внутренне взаимообусловленный комплекс». Биогеоценоз является в равной мере как собственно биогеоценологической, так и географической единицей, представляя собой структурную часть географического ландшафта. Поэтому совершенно естественно, что это понятие не только широко применяется ныне при комплексном изучении и типологии лесов, лугов, болот и других единиц растительного покрова, но оно получило быстрое признание среди ландшафтоведов, а также и в почвоведении. «Это новое, биогеоценотическое, направление призвано объединить усилия биологов, почвоведов и географов на дальнейшее всестороннее, соответствующее современным требованиям науки и практики изучение закономерностей развития природных тел и явлений и разработку на этой основе путей преобразования природы в целях более рационального использования ее богатств», — говорится в обращении почвоведов Советского Союза к В. Н. в связи с его 80-летием (журн. Почвоведение, 1960, № 6).

В. Н. рассматривает биогеоценоз, как энергетическую систему, в которой происходят процессы превращения вещества и энергии и обмен ими между компонентами биогеоценоза. Эти процессы названы В. Н. биогеоценотическими. Учение В. Н. о биогеоценозе дополняет идеи В. И. Вернадского о биохимии и геохимическом значении живого вещества. Биогеоценоз — это элементарная ячейка, где происходят биогенные миграции химических элементов. Изучение трансформаций вещества и энергии, происходящих в различных биогеоценозах, дает ключ к проникновению в самую сущность геохимических процессов, протекающих в биосфере.

В. Н. организованы образцовые работы по комплексному изучению лесных биогеоценозов на лесных стационарах Академии наук СССР, особенно в Теллермановском опытном лесничестве Воронежской обл., где многолетние, последовательно проводимые разносторонние исследования уже дали ощутимый результат, нашедший свое отражение в обосновании целого ряда важных практических рекомендаций по правильной эксплуатации, сохранению и возобновлению ценных насаждений в нагорных дубравах Теллермановского лесного массива.

Флористика и систематика. В. Н. еще в студенческие годы публикует ряд материалов к флоре Курской губернии, Харьковской губернии, Донской области, печатает статьи о распространении отдельных видов: *Orobanche cumana* Wallr., *Campanula stevenii* M. B., видов рода *Najas*, *Cladium mariscus* R. Br. и др. Эти публикации основывались каждый раз на критическом пересмотре материала, что приводило к уточнению ареалов видов.

Несмотря на то, что в дальнейшем В. Н. выступил как основоположник фитоценологии, как исследователь лесов и болот он не оставил занятий систематикой растений и не стал в этой области диллетантом, как это часто наблюдается среди рядовых геоботаников. В. Н. продолжал работу в области систематики, выступая здесь, как и в других областях своей деятельности, с оригинальными исследованиями, среди которых особенно ценны обработки ряда родов и осуществленное им применение экспериментального метода в систематике.

Интересы В. Н. как систематика чрезвычайно многообразны. Уже упоминалось, что в молодые годы его внимание привлекли столь различные объекты, как заразиха, колокольчик, наяды, водоросли. В 1913 г. он публикует описание нового вида злака *Elymus caespitosus* Sukacz., собранного в Якутии Г. И. Доленко (С. А. Невский включил его в синонимы *Psathyrostachys junceus* [Fisch.] Nevski).

В 1920 г. В. Н., заинтересовавшись полиморфизмом *Calta palustris* L., описал ее глубоководную форму var. *stebutiana* Sukacz.

Большое внимание уделяет В. Н. роду *Salix* и хвойным (*Pinus*, *Picea*, *Pseudotsuga*); его интересуют также виды из родов *Chrysanthemum*, *Rosa* и *Adenophora*, для выяснения систематики которых он применил экспериментальные приемы; так, в 1918 г. вышли в свет «Биометрические исследования над *Chrysanthemum leucanthemum* L. и *Ch. irkutianum* (DC.) Turcz.» — результат весьма трудоемкой работы, проведенной им не только над большим гербарным материалом, но и над высеянными растениями на питомнике. В результате В. Н. доказывает, что *Ch. irkutianum* (DC.) Turcz. не может считаться отдельным видом, но должен рассматриваться как подвид или раса *Ch. leucanthemum* L. Большой интерес представляет также критическое изучение *Rosa cinnamomea*, превосходно выполненное В. Н. в течение нескольких лет на растениях, выращенных в Лесном институте, и на обширном гербарном материале.

Много времени уделил В. Н. роду *Betula*. Первую статью о систематике берез В. Н. публикует в 1911 г. («К систематике сибирских берез»). Рассматривая виды кустарниковых берез, он выделяет среди них два ряда: ряд *Fruticosae* Sukacz. и ряд *Nanae* Sukacz. Из ряда *Nanae* им описан новый вид: *Betula exilis* Sukacz. Кроме того, он разрабатывает внутривидовую систематику *Betula middendorfii* Trautv. et Mey. и описывает два новых вида высокоствольных берез: *B. platyphylla* Sukacz. и *B. irkutensis* Sukacz.

В 1914 г. выходит статья В. Н. «О *Betula pubescens* Ehrh. и близких к ней видах в Сибири», где он делит подсекцию *Albae* Rgl. на три ряда и описывает новые разновидности *B. pubescens*. В 1926 г. В. Н. публикует описание нового вида — *B. hyppolyti* Sukacz. из ряда *Verrucosae* Sukacz., а в 1929 г. — описание *B. cajanderi* Sukacz. из того же ряда. Кроме того, В. Н. описал еще следующие виды берез: *B. baicalensis*, *B. kelleriana*, *B. kusmischeffii*, *B. saposhnikovii*, *B. uszkanensis* и *B. henriettae*. Всего им было описано 11 новых видов берез.

В течение многих лет В. Н. занимался изучением рода *Salix*. На питомниках Лесотехнической академии в Ленинграде и в Заповеднике «Лес на Ворскле» им были собраны большие коллекции ив. Изучая их, он описал в 1931 г. новый вид *Salix stenophylla* Sukacz. (М. И. Назаров привел ее во «Флоре СССР» как синоним *S. microstachya* Turcz.).

Много труда приложил В. Н. к изучению систематики хвойных лесных пород. В 1924 г. им была опубликована монография по роду *Larix* L., охватывающая лиственницы всего земного шара. Среди лиственниц, произрастающих в СССР, он выделил два ряда: *Eurasiaticae* Sukacz. и *Paucisquamatae* Sukacz. В 1931 г. им были описаны два вида лиственницы: *Larix maritima* Sukacz. и *L. lubarskii* Sukacz.

Систематике сосен В. Н. посвятил две работы: «О болотной сосне» (1905 г.) — по внутривидовой систематике сосны, произрастающей на болотах, и «О новой для Крыма сосне» (1906 г.), где он описывает новую разновидность *Pinus pithyus* var. *Stankewiczii* Sukacz., впоследствии возведенную А. В. Фоминым в ранг вида *P. stankewiczii* (Sukacz.) Fomin. Своеобразная обработка родов *Picea* и *Pseudotsuga* была опубликована В. Н. в книге «Лесные породы» (1928).

В. Н. принимал участие в издании многих коллективных трудов по систематике и флористике («Флора Забайкалья», «Определитель древесных пород» и др.), публикуя в них составленные им оригинальные разделы: для «Определителя древесных пород» В. Н. составил ключ для определения ив по листьям.

Высокая оценка деятельности В. Н. как систематика нашла отражение в том, что в честь его названо 11 видов растений: *Aconitum sukaczevii* Steinb., *Betula sukaczevii* Soczava, *Carex sukaczevii* Krecz., *Deschampsia sukaczevii* (Popl.) Roshev., *Hieracium sukaczevii* Zahn, *Larix sukaczevii* Dylis, *Pulsatilla sukaczevii* Juz., *Rhamnus sukaczevii* E. Wolf, *Saussurea sukaczevii* Lipsh., *Senecio sukaczevii* Schischk., *Ulmus sukaczevii* Anton.

Палеоботаника. Изучение четвертичной флоры и четвертичной истории ландшафтов на территории СССР тесно связано с именем В. Н. Сукачева. В этой области В. Н. является пионером и крупнейшим знатоком, признанным авторитетом. Занявшись в начале нашего столетия растительностью болот, он исследовал стратиграфию торфяных залежей, а затем заинтересовался межледниковыми отложениями. В 1907 г. им были опубликованы статьи: «Об ископаемой флоре межледниковых озерных слоев близ г. Лихвина Калужской губернии» и «К послетретичной флоре Тульской губ.» (в соавторстве с М. Маковецкой). В 1910 г. вышла в свет его статья «О находке ископаемой арктической флоры на р. Иртыш у с. Демьянского Тобольской губернии», а в 1911 г. — «Некоторые данные к доледниковой флоре севера Сибири». Последними двумя работами В. Н. положил начало своим исследованиям четвертичной палеоботаники и палеогеографии Сибири, опубликовав в последующие годы целый ряд трудов, которые имели исключительное значение для выяснения истории флоры и растительности Сибири. В 1914 г. выходят в свет его работы: «Исследование растительных остатков из пищи мамонта, найденного на р. Березовке Якутской области» и «О пограничном горизонте торфяников в связи с вопросом о колебании климата в послеледниковое время». В 1921 г. В. Н. была опубликована статья «К истории климата и растительности в послетретичное время на севере Сибири», а в 1922 г. появилась его работа, получившая широкую известность, «К вопросу об изменении климата и растительности на севере Сибири в послетретичное время». Большое значение для выяснения происхождения и становления лиственничных лесов Сибири имела работа В. Н. «К истории развития лиственницы» (1924 г.). В 30-х годах В. Н. продолжает свои изыскания по четвертичной истории растительности Сибири. Выходят в свет его работы: «Исследования четвертичных отложений Нижнеиртышского края» (1933 г.), «Исследование четвертичных отложений Нарымского края» и другие. В 1936 г. был опубликован обобщающий труд «Основные черты развития растительности СССР во время плейстоцена», снова увидевший свет в 1938 г. в книге «Растительность СССР», т. I, под названием «История растительности СССР во время плейстоцена»; в этой капитальной работе В. Н. дал палеогеографическую и палеоботаническую реконструкцию обширной территории, основанную как на материалах, лично им собранных, так и на данных, добытых другими учеными.

В. Н. был инициатором применения палинологического метода в исследовании четвертичных отложений в СССР. Пыльцевой анализ был применен им при изучении происхождения и возраста лёссовидных осадков.

Этой проблеме В. Н. посвятил две статьи: «Об ископаемых растительных остатках в лёссовых породах в связи с их происхождением» (1937 г.) и «К фитопалеонтологии лёсса и лёссовидных суглинков в связи с их происхождением» (1939 г.).

Во время Великой Отечественной войны В. Н. продолжал исследование четвертичных отложений на Среднем и Южном Урале. В эти трудные для нашей Родины годы внимание В. Н. было обращено на народнохозяйственное значение сапропеля. Им были опубликованы в 1943 г. статьи «Сапропель», «Сапропель и его значение в сельском хозяйстве», «Сапропель и его народнохозяйственное значение», «Сапропель как кормовая база». В 1946 г. В. Н. опубликовал обобщающую работу «Очерк истории озер и растительности Среднего Урала в течение голоцена по данным изучения сапропелевых залежей».

К ботаническим палеореконструкциям В. Н. обращается снова в 1951 г., когда публикует работу «К истории растительного покрова европейского лесостепья», а в 1953 г. выступает в печати с рецензией на книгу К. К. Маркова «Палеогеография». В последние годы он много времени уделяет палеоботаническому изучению плейстоценовых и голоценовых отложений Подмосковья.

Палеоботаники чтут В. Н. как инициатора и наиболее авторитетного знатока в области изучения четвертичной флоры; как дань уважения, в честь его был назван новый ископаемый вид растений: *Cornus sukaczevii* Nikit.

Педагогическая деятельность. Вызывает удивление огромный объем научной деятельности В. Н., его колоссальная продуктивность, поражающее по своим размерам количество лично им добытых и обработанных материалов и достижение им во всех областях исследовательской работы, за которые он брался, широких обобщающих результатов, открывающих новые пути в науке. Он достигал этого неутомимым собиранием хорошо проверенных фактов, изобретательностью в применении оригинальных методических приемов, глубиной анализа и безукоризненной логикой в обобщении, а главное — неуклонной последовательностью, с какой он шел из года в год по намеченным им путям. И несмотря на столь большую, поражающую своим объемом научную продуктивность, В. Н. одновременно ведет весьма активную, полную творческого напряжения педагогическую деятельность. Он посвящает ей массу времени и труда и по праву считается одним из наиболее выдающихся педагогов среди советских биологов.

Будучи студентом первого курса Петербургского лесного института, В. Н. уже помогал акад. И. П. Бородину в преподавании курса ботаники, а после окончания института остался ассистентом при Кафедре ботаники. В 1905 г. он был командирован для научной работы в Германию; вернувшись, он начал читать в Лесном институте свой первый самостоятельно разработанный им курс «Географическое распространение древесных пород». Курс этот, вначале необязательный, включается затем в число обязательных и читается под названием «Дендрология». Курс охватывал вопросы общей геоботаники и лесной фитоценологии. Одновременно В. Н. читал с 1907 г. курс систематики растений на Каменноостровских сельскохозяйственных курсах, а с 1911 г. еще и на Стебутовских высших женских курсах, где он в качестве новшества вводит в учебную программу курс экологии растений и геоботаники. Не ограничиваясь чтением лекций, В. Н. организует практические занятия для студенток, в том числе на Княжедворском луговом стационаре. По реорганизации курсов в Стебутовский сельскохозяйственный институт В. Н. был избран профессором по Кафедре систематики и географии растений. В этом же институте он читал в течение двух лет курс анатомии и физиологии растений. Впоследствии

Стебутовский институт влился в Ленинградский сельскохозяйственный институт, и В. Н. исполнял в нем обязанности профессора вплоть до 1926 г.

Педагогическую работу в сельскохозяйственных высших учебных заведениях В. Н. вел одновременно с непрекращающейся активной педагогической деятельностью в своей Alma-mater — Лесном институте, где он в 1919 г. избирается профессором по Кафедре систематики растений. В институте он организовал новую кафедру — Кафедру дендрологии — и заведывал ею вплоть до 1941 г. В. Н. организовал также ботанико-географический музей при Лесотехнической академии, создал питомник, где собрал большую коллекцию живых растений. Все эти мероприятия имели большую педагогическую ценность. В 1935—1936 гг. он был деканом Лесохозяйственного факультета, а с 1936 по 1938 г. исполнял обязанности директора и заместителя директора по научно-учебной части Лесотехнической академии им. С. М. Кирова.

Одновременно В. Н. вел педагогическую работу в Географическом институте в Ленинграде, где был профессором с 1918 по 1925 г., а с 1925 г., когда Географический институт был слит с Ленинградским государственным университетом, он перешел в университет, где заведовал Кафедрой геоботаники. В. Н. организовал прекрасную базу для практики студентов в университетском заповеднике «Лес на Ворскле» (Курская область), директором которого он одновременно состоял. Ежегодно В. Н. посвящал несколько летних месяцев практике студентов в этом заповеднике. Мастерски проводимые им экскурсии сыграли огромную роль в воспитании им новых кадров геоботаников.

Плодотворная педагогическая деятельность В. Н. в Ленинграде была прервана в 1941 г. Великой Отечественной войной. После эвакуации в Свердловск В. Н. включился в педагогическую работу в Уральском лесотехническом институте, где в течение двух лет заведовал Кафедрой биологических наук.

После окончания войны В. Н. не вернулся в Ленинград. В Москве, куда с 1944 г. переселился В. Н. после избрания его в 1943 г. действительным членом Академии наук СССР, он вплоть до 1953 г. заведовал Кафедрой ботанической географии на Географическом факультете Московского университета и Кафедрой систематики растений и дендрологии Московского лесотехнического института. Лишь в 1953 г., когда ему, как директору Института леса Академии наук СССР, пришлось сосредоточить все свое внимание на выполнении ответственных правительственных заданий, он оставил педагогическую работу в московских высших учебных заведениях.

Как и во всех других областях своей деятельности, В. Н. в педагогической работе отличается новаторством, творческим, своеобразным подходом к организации педагогического процесса, последовательностью, а также необыкновенным даром привлекать к себе молодежь, объединять вокруг себя молодые кадры. Он никогда не ограничивался чтением лекций — педагогическая работа проводилась им как комплекс различных, глубоко продуманных мероприятий. Этот комплекс включал лекции, практические занятия и экскурсии, студенческие научные кружки и семинары, руководимые им. При тех учебных заведениях, где он работал, он организовал отличные базы для практики студентов — питомники, музеи, заповедники. Как лектор, В. Н. является непревзойденным мастером. Курсы, которые он читал, всегда были оригинальны, своеобразны, лично им разработаны. Лекции В. Н. читает с большой простотой и доступностью, они доходчивы и всегда очень интересны. Приходилось слышать, как студенты говорили: «Когда читает В. Н., то всегда кажется, что перерыв наступает слишком рано». Но еще увлекательнее были экскурсии, проводимые В. Н. в природе. У каждого, кому пришлось хоть раз принять в них участие, навсегда оставляло неизгладимое впечатление, то мастерство,

с которым В. Н. раскрывает перед слушателями жизнь растительного сообщества, в его органическом слиянии со всеми факторами среды, во взаимосвязи его компонетов, в его динамике.

В. Н. справедливо считается создателем своей, «сукачевской», школы в геоботанике и лесоведении. Число его учеников чрезвычайно велико. Помимо студентов и аспирантов, его воспитывающее влияние сказывалось и на сотрудниках, работающих в руководимых им институтах и учебных заведениях, он создавал дружный коллектив исследователей и умело направлял его деятельность, способствуя формированию специалистов высокой квалификации.

Научно-общественная деятельность. Заслуги В. Н. Сукачева в области научно-общественной деятельности исключительно велики, велика его роль в объединении и организации научных ботанических сил в нашей стране.

Деятельность В. Н. в научных обществах началась еще в его студенческие годы, когда он принял участие в работе Общества естествоиспытателей при Петербургском университете, а с 1903 г. он был уже его действительным членом.

Активное участие принимал В. Н. в известном кружке «Маленьких ботаников», который существовал с 80-х годов прошлого века и членами которого состояли в свои молодые годы такие выдающиеся русские ботаники, как Г. И. Танфильев, А. Н. Краснов, Н. И. Кузнецов. В. Н. не только принимал в нем участие, выступая с докладами и рефератами, но с 1903 г. был избран его секретарем и выполнял эти обязанности по 1908 г.

В 1908 г. В. Н. участвует в организации особой Ботанико-географической подкомиссии при Почвенной комиссии Вольного экономического общества и избирается ее первым секретарем. Обязанности секретаря этой подкомиссии, реорганизованной в 1915 г. в Геоботаническую комиссию при Докучаевском почвенном комитете, В. Н. выполняет вплоть до 1917 г. Деятельность В. Н. в Комиссии была весьма активна. Он возглавил ботанические исследования в Амурской области, организованные Вольным экономическим обществом, и принял участие в разработке и издании программ и методик геоботанических исследований.

В 1915 г. он как представитель Геоботанической комиссии Докучаевского почвенного комитета принял участие в Съезде представителей ботанических учреждений, который был созван при Российской академии наук. На нем было принято решение об организации Русского ботанического общества. В числе тридцати членов-учредителей ботанического общества был и В. Н. Сукачев. На первом чрезвычайном собрании общества в декабре 1916 г. В. Н. был избран членом президиума и казначеем общества и членом редакции вновь организованного «Журнала Русского ботанического общества».

В 1921 г. В. Н. участвовал как член организационного комитета в созыве 1-го съезда советских ботаников и выступил на съезде с несколькими докладами, в том числе с докладом «Об основных понятиях в учении о растительных сообществах».

В дальнейшем В. Н. продолжал принимать самое активное участие в деятельности Всесоюзного ботанического общества, а в июне 1946 г. он был избран президентом общества, каковым является и поныне.

Кроме Всесоюзного ботанического общества, В. Н. принял участие в организации и работе также Ленинградского лесного общества, Географического общества СССР, а также Московского общества испытателей природы, президентом которого он был избран в 1955 г. и переизбран в 1960 г.

Географическое общество за выдающиеся заслуги В. Н. неоднократно присуждало ему награды: в 1912 г. — Малую серебряную медаль, в 1914 г. —

Большую медаль им. Н. М. Пржевальского, в 1929 г. — высшую награду общества, а в 1948 г. — Большую золотую медаль им. П. П. Семенова-Тян-шанского.

В 1951 г. В. Н. была присуждена Большая золотая медаль им. В. В. Докучаева.

В 1920 г. В. Н. был избран членом-корреспондентом Академии наук СССР, в 1943 г. — действительным ее членом.

С 1927 г. В. Н. — член-корреспондент Чехословацкой земледельческой академии, с 1927 г. — член Польского ботанического общества, с 1960 — иностранный член Польской Академии наук. Он неоднократно участвовал в международных конгрессах. На VII Международном ботаническом конгрессе в 1950 г. в Стокгольме и на VIII в 1954 г. в Париже В. Н. был почетным президентом. На Международном конгрессе по лесоводству в 1954 г. в Индии он был сопрезидентом.

Общественная деятельность В. Н. никогда не замыкалась кругом научных интересов. Горячо любящий свою Родину, ученый с прогрессивным, революционным мировоззрением, он еще в студенческие годы активно боролся с царизмом и в 1899 г. был арестован за участие в студенческом революционном движении. С 1937 г. В. Н. член коммунистической партии Советского Союза. За выдающиеся заслуги перед Родиной В. Н. награжден двумя орденами Ленина, орденом Трудового Красного Знамени, орденом Знак Почета и медалями.

Пожелаем дорогому Владимиру Николаевичу еще много лет продолжать свою плодотворную деятельность на благо советской науки, в целях процветания и укрепления могущества нашей родной страны.

В. Д. Александрова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 11 VIII 1960).

VOL. XLV № 10

OCTOBER 1960

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Подписано к печати 28/IX 1960 г. М-26886. Бумага 70×108$^{1}/_{16}$. Бум. л. 5$^{1}/_{2}$. Печ. л. 11=15.07 усл. печ. л. + 3 вкл. Уч.-изд. л. 17.47. Тираж 3115. Заказ 787.

1-я тип. Издательства АН СССР. Ленинград, В-34, 9 лин., д. 12